Tome 68, nº 39 — Décembre 1961

Die Rückenanhänge von *Trinchesia coerulea* (Montagu)

Eine morphologische Studie über Farbmuster bei Nudibranchiern

von

Ulrike BÜRGIN-WYSS
aus Rothenfluh (Baselland)

Mit 49 Textabbildungen
und einer Farbtafel

INHALT

EINLEITUNG

Innerhalb der Gruppe der Gastropoden stellen die Aeolidier diejenigen Formen dar, die in ihrem Gesamtbauplan am stärksten vom ursprünglichen Gastropodentypus abweichen. Ausserdem zeichnen sie sich durch eine ungewöhnlich reiche Färbung aus. Diese Eigentümlichkeiten bildeten seit der Mitte des letzten Jahrhunderts den Ausgangspunkt für systematische, morphologische und — vor allem im Zusammenhang mit der auffälligen Färbung — oekologische Untersuchungen.

Der augenfälligste Unterschied gegenüber einem typischen Gastropoden-Vertreter, einem Prosobranchier oder einem Tectibranchier, liegt im vollständigen Fehlen der Schale. An deren Stelle tragen die Aeolidier eine wechselnde Zahl kolbenförmiger Anhänge auf ihrem Rücken. In jeden dieser Kolben führt eine Verzweigung der Mitteldarmdrüse. Ihr distales Ende ist zu einem besondern Organ umgestaltet, dem Nesselsack, der als Aufbewahrungsort für Nematocysten dient. Häufig ist das Lebergewebe lebhaft gefärbt; zusammen mit in der Haut abgelagerten Pigment-Ringen, Streifen und Punkten entstehen daraus die vielen Varianten bunter Kolbenmuster. Als Körperanhänge, die zwei wichtige Organe enthalten, und mit allen notwendigen Gewebearten versorgt sind — Blut, Muskulatur, Bindegewebe, Nerven — machen somit die Kolben einen wesentlichen Teil des ganzen Organismus aus; zugleich aber

eignet ihnen ein hoher Grad von Autonomie gegenüber dem Körper.

Die Bezeichnung *Aeolidier* wird oft in einem unpräzis-allgemeinen Sinn für kolbentragende Nudibranchier verwendet, der sich mit den systematischen Begriffen nicht ganz deckt: Zur systematischen Gruppe der *Aeolidiacea* — einer Unterabteilung der Nudibranchia — gehören etwa 20 Familien, darunter auch Formen ohne Kolben wie *Dendronotus*, *Lomanotus* u. a. Die *Aeolidier*, *Eolidiens*, *Aeolids* der morphologischen und physiologischen Literatur verteilen sich auf mehrere dieser Familien, von denen eine *Aeclidiidae*, d. h. *die Aeolidier im engern Sinne* genannt wird. So manches auch in der systematischen Einordnung der einzelnen Opisthobranchiergruppen noch umstritten ist: fest steht jedenfalls, dass die *Aeolidiacea*, zu denen die am höchsten entwickelten Formen gehören, zusammen mit den *Doridacea* die Gruppe der *Nudibranchia* bilden. Die ebenfalls vielfach kolbentragenden *Saccoglossa* gehören dagegen einer ganz andern Gruppe an.

Die Aeolidier sind nicht die einzigen unter den Opisthobranchiern, denen eine Schale fehlt; die Tendenz zur Reduktion besteht bei der ganzen Gruppe. Bei allen Nudibranchiern und Saccoglossen (mit Ausnahme von *Oxynoe*, deren Zugehörigkeit zu den Saccoglossen umstritten ist) führte sie zum völligen Verlust der Schale. Damit verschwanden auch Mantelhöhle und Kieme, der ursprünglich gewölbte Eingeweidesack wurde abgeflacht, und es entstand eine unbedeckte freie Rückenfläche. Gegenüber dem meist indifferent gefärbten Körper einfacher Opisthobranchierformen zeichnet sich dieser Rückenschild durch reiche Färbung und die Ausbildung symmetrisch angeordneter Körperanhänge aus: blumenartige Kiemen bei Doridiern, Fortsätze des Körperrandes bei *Tritonia*- und *Dendronotus*-Artigen und andern, kleinere Höcker und Papillen z. B. bei *Aegires* und vielen Doridiern, die bereits erwähnten Cerata bei Aeolidiern und die ähnlich gebauten Kolben bei Saccoglossen, die im Unterschied zu den Aeolidiern keinen Nesselsack aufweisen. Die symmetrisch gestaltete Rückenfläche, das *Notum*, das im einzelnen verschieden ausgebildet sein kann, ist das gemeinsame Merkmal der beiden Gruppen, Saccoglossen und Nudibranchier. Innerhalb dieser vielen Varianten von Schneckenformen stellen die Aeolidier mit ihren Cerata bloss einen besonders hoch differenzierten Spezialzweig dar.

Literatur und Hauptprobleme.

Die Literatur über Notumbildungen und Färbung der Nudibranchier ist sehr umfangreich. Bis 1939 ist die Bibliographie wohl vollständig erschlossen durch Hoffmann [1].

Ein erstes Feld der Diskussion lässt sich mit dem Stichwort « kryptische oder auffällige Färbung » abgrenzen. Manche Arten sehen dem Untergrund, auf dem sie leben — der Futteralge bezw. dem Futtertier — ausserordentlich ähnlich. Die Uebereinstimmung der Färbung rührt vielfach daher, dass die mit farbigen Nahrungsteilchen gefüllte Leber durch die transparente Haut durchschimmert (Giard 1888, Garstang 1890, Hecht 1896, Kropp 1931). Cuénot (1907) bezeichnet diese Erscheinung als *Homochromie nutriciale*, betont aber, dass es sich dabei um *des coïncidences sans signification* handle, dass also von einer Schutzwirkung der mimetischen Färbung nicht die Rede sein könne.

Andere Formen heben sich gerade durch eine in starken Kontrastfarben gehaltene Zeichnung vom Untergrund ab. Solche aposematische Farbmuster versuchte man vielfach als *Warnfärbung* (Hecht 1896, Cockerell 1901, Crossland 1911) oder als *Immunity Coloration* (Crozier 1916) zu erklären. Beide Interpretationen gehen davon aus, dass mit der auffälligen Färbung meist unangenehme Eigenschaften verbunden sind, die das betreffende Tier als Beute gefährlich oder doch ungeniessbar machen. Mit dem Begriff der Warnfärbung wird die Vorstellung ausgedrückt, dass grelle Farbzeichen einen allfälligen Angreifer vor dem Tier warnen, das ihm verderblich werden könnte. Dagegen vertritt Crozier, der den Begriff der *Immunity Coloration* geprägt hat, die Ansicht, die Ausbildung einer auffälligen Färbung habe nicht den Sinn einer an die Umgebung gerichteten Warnung, sondern sie habe sich unter dem Schutz der unangenehmen Eigenschaften in ihrer Reichhaltigkeit entwickeln können; das Tier sei gewissermassen « immun » gegen Angriffe.

Dass viele Fische die Aeolidier nicht verzehren, ja sie wieder ausspeien, wenn sie versehentlich doch ein Tier dieser Gattung erwischt haben, wurde immer wieder beobachtet (Herdman 1890,

[1] Im Literaturverzeichnis sind deshalb nur diejenigen Arbeiten aufgeführt, die mehrmals zitiert werden oder nach 1939 erschienen sind.

Garstang 1890, McIntosh 1901). Zuerst glaubte man, die Nesselzellen seien die Ursache der abstossenden Wirkung (Hecht 1896, Bergh ....). Ausführlichere Versuche mit mehreren Fischarten und verschiedenen Nudibranchiertypen zeigten aber, dass einerseits nicht alle Fische die Schnecken verschmähen, dass anderseits auch Arten ohne Nesselzellen, ja ohne Kolben überhaupt, dem Angriff entgehen (Cuénot 1907, Crozier 1916). Man schloss daraus, dass die Nudibranchier allgemein ungeniessbar seien, und zwar nicht in erster Linie wegen ihrer Nesselzellen, sondern weil sie für viele Fische einen « schlechten Geschmack » hätten. Die Frage der Abwehrmechanismen hat Thompson vor kurzem neuerdings untersucht (1960). Er zählt eine Reihe von Opisthobranchier-Arten auf, die abschreckende Einrichtungen besitzen (hauptsächlich in Form von Drüsen-Sekreten), und rechnet darunter auch die Aeolidier mit ihren Nesselsäcken.

Eine zentrale Stellung nimmt in diesem Problemkreis die Frage der Bedeutung des Nesselsacks ein. Während etwa dreissig Jahren (1880-1910) befasste sich die Forschung fast ausschliesslich mit diesem Thema. Schon 1858 hatte Wright nachgewiesen, dass die Nematocysten aus der Coelenteraten-Nahrung stammen. Seine Arbeiten waren aber in Vergessenheit geraten, und lange Zeit glaubte man nun, die Aeolidier selber würden die Nesselzellen als « Waffen » erzeugen. Die überraschend grosse Aehnlichkeit der Nesselzellen der Aeolidier mit denen der Hydroiden und Anemonen wurde als ein Fall von bemerkenswerter Konvergenz betrachtet, und verschiedene Autoren beschrieben Stadien der Nematocystenbildung im Nesselsack (Davenport 1893, Hecht 1896, Krembzov 1902). Erst 1903 konnten dann — unabhängig voneinander — Grosvenor und Glaser auf Grund eindeutiger Versuche von neuem beweisen, dass sämtliche Nesselzellen der Aeolidier mit der Coelenteraten-Nahrung aufgenommen und nicht etwa von der Schnecke selbst erzeugt werden. Mit dieser Wiederentdeckung der alimentären Herkunft der Nesselzellen — die noch mehrmals angezweifelt und diskutiert wurde (Labbé 1923, Naville 1926) — änderte sich auch die Auffassung über ihre Bedeutung. Man neigte nun dazu, in der eigenartigen Bildung des Nesselsacks nicht mehr eine Waffe, sondern eher ein Ausscheidungsorgan zu sehen, das die giftigen Nesselzellen auf unschädliche Weise aufbewahrt und nach aussen abstösst (Graham 1938, vgl. aber Kepner 1943).

Die meisten Forscher, die kolbentragende Opisthobranchier lebend beobachteten, stellten fest, mit welcher Leichtigkeit manche Arten ihre Kolben abwerfen und regenerieren (HECHT 1896, ZUCCO 1915, MARCUS 1956). Man stellte sich vor, die auffällig gefärbten Kolben würden — im Sinne der *Deflective Coloration* (COTT) — die Aufmerksamkeit eines Fisches von wichtigeren Körperteilen ablenken. Biss er zu, so erwischte er nur die Kolben, die verhältnismässig rasch nachwachsen konnten.

Ganz andere Wege hat die Erforschung der Leber beschritten. Sie geht von der Erkenntnis aus, dass die zunächst als « Leber » bezeichnete Anhangsdrüse des Darmsystems vieler Wirbelloser in ihrer Funktion durchaus nicht der Wirbeltierleber entspricht [1]. Es sind denn auch nicht ausschliesslich Arbeiten über kolbentragende Aeolidier, die in diesem Zusammenhang von Interesse sind, sondern über die Gastropodenleber überhaupt (vgl. Seite 549). Ein Spezialproblem ergibt sich aus dem Vorkommen symbiontischer Algen im Darmkanal mancher Aeolidier (NAVILLE 1926, YONGE 1944).

Der Beitrag, den diese Arbeiten zum Problem der Färbung liefern, ist aus naheliegenden Gründen gering: Die Histologie muss ihre Ergebnisse aus fixiertem Material ablesen, und an diesem sind die natürlichen Farben restlos verschwunden. Einzig im Fall der Saccoglossen sind einige Angaben über die Aufnahme von Chlorophyllkörnern und die davon herrührende grüne Farbe zu finden (BRÜEL 1904, FRETTER 1941).

Morphologische und histologische Beschreibungen finden sich in Arbeiten der verschiedensten Richtungen zerstreut (Zusammenstellung bei HOFFMANN 1939). Es wurde unter anderm die Homologie der Notumbildungen, besonders der Cerata, auf Grund der Innervation erörtert (HERDMAN und CLUBB 1892, RUSSELL 1929).

Ueber die chemische Natur der Opisthobranchier-Pigmente stehen kaum nennenswerte Angaben zur Verfügung, wenn man von einigen Arbeiten über die Farbstoffe bei *Aplysia* — vor allem das Purpur-Sekret — absieht (SCHREIBER 1932, KENNEDY und VEVERS 1954). In einigen Arbeiten wird das Vorkommen von Carotinoiden erwähnt (LÖNNBERG 1931-34, ABELOOS 1932, STRAIN 1949, FISHER, KON, THOMPSON 1956); ferner befasst sich CROZIER (1916, 1918)

---

[1] Der Einfachheit halber haben wir anstelle des korrekten, doch umständlichen « Mitteldarmdrüse » durchwegs das kürzere « Leber » verwendet.

mit dem blauen Farbstoff von *Chromodoris* (=*Glossodoris*)-Arten, der die Eigenschaften eines Indikatorpigmentes besitzt.

Problemstellung.

So vielfältig die Untersuchungen über die Cerata der Aeolidier auch sind, lässt sich daraus doch kein geschlossenes Bild ihrer Struktur und Funktion gewinnen. Man vermisst fast immer eine genaue Beschreibung der lebenden Schnecke in ihren natürlichen Farben; und doch sollte eben eine solche Beschreibung die Grundlage jeder Auseinandersetzung bilden. In dieser Arbeit wurde deshalb eine Analyse des Musters einiger Aeolidier durchgeführt und dabei sowohl die Färbung der lebenden Schnecke wie auch die Histologie des fixierten Objektes berücksichtigt.

Die besondere entwicklungsgeschichtliche Stellung der Nudibranchier und Saccoglossen, ihre Ontogenese, ihr spezieller Körperbau und ihre Lebensgewohnheiten machen gerade diese Gruppe von Schnecken und im besondern die Aeolidier zu günstigen Objekten für eine derartige Untersuchung.

Es wurde bereits erwähnt, dass im Laufe der Entwicklung von den einfachen Tectibranchiern zu den heutigen Saccoglossen und Nudibranchiern die Schale und damit auch die Mantelhöhle und ihre Organe, im besondern die Kieme, rückgebildet wurden. Parallel damit gehen Umlagerungen innerer Organe, des Darmsystems und der Nervenzentren. Die Lageveränderungen der Verdauungsorgane folgen der Tendenz zur Symmetrisierung, die an der äussern Körpergestalt in der Verteilung der Notumanhänge deutlich wird. Die Enddarmmündung rückt in die Mediane, nach hinten bei Doridiern, nach vorn bei Saccoglossen, und die primär asymmetrisch angelegte Leber wird zum weitgehend symmetrisch verzweigten Organ, das bei Aeolidiern und Saccoglossen in jeden Kolben einen Fortsatz liefert. Die zwittrigen Geschlechtsorgane behalten dagegen ihre asymmetrische Lagerung bei: die Geschlechtsöffnungen befinden sich stets auf der rechten Seite, werden aber durch die grosse Zahl von Kolben meist verdeckt. Die Veränderungen im Nervensystem äussern sich in einer Aufhebung der Chiastoneurie, sowie einer cephalen Konzentration und partiellen Verschmelzung der Ganglien, die im Extremfall zu einer kompakten Gehirnbildung dorsal vom Darm führt.

Da die Nudibranchier und Saccoglossen ausnahmslos eine Veliger-Phase durchmachen, vollzieht sich mit der Metamorphose die tiefgreifende Umwandlung einer schalentragenden asymmetrisch gebauten Larve in eine äusserlich symmetrische Adultform an jedem individuellen Tier neu. So stellt sich einerseits die Frage nach dem ersten Auftreten symmetrisch angeordneter Körperanhänge, anderseits nach den Beziehungen zwischen äusserer Körpergestalt und innerer Organisation.

Wenn als Träger des Farbmusters nicht eine einheitliche Fläche fungiert, sondern eine grössere Zahl einzelner Elemente — der Kolben — so gilt es zu prüfen, ob die Färbung des einzelnen Teils ohne Beziehung zum grössern Ganzen und immer gleichgebildet ist, oder ob Modifikationen auftreten, die eine Anpassung an eine übergeordnete Musterorganisation verraten, wie dies z. B. bei vielen Vogelfedern der Fall ist.

Die Färbung der kolbentragenden Aeolidier und Saccoglossen beruht, wie schon angedeutet, nicht auf der Pigmentierung der Haut allein, sondern sie kommt durch das Zusammenwirken gefärbter innerer Organe und der transparenten oder ebenfalls gefärbten Haut zustande. Die Unterschiede zwischen sichtbaren und unsichtbaren Teilen innerer Organe, die Beziehungen zwischen Färbung und Transparenz, sowie eventuelle kombinierte Wirkungen der Haut mit darunterliegenden Organen zu untersuchen, ist eine der wichtigsten Aufgaben einer Färbungs-Analyse.

Da das an der Ausbildung des Musters am meisten beteiligte Organ, die Leber, in seiner Färbung selbst stark von der Nahrungsaufnahme abhängig ist, werden auch die Ernährungsbedingungen und -gewohnheiten der Schnecken, ferner die Färbung der Futter-Pflanzen und -Tiere zu berücksichtigen sein.

Schliesslich muss uns in unserm Zusammenhang eine Erscheinung beschäftigen (die, wo es ums Aufstellen eines Systems geht, gerne als unsicheres Merkmal ausser Acht gelassen wird): dass nämlich die Färbung bei Individuen derselben Art oft ausserordentlich stark variieren kann.

Zu Beginn meiner Untersuchungen arbeitete ich mit möglichst vielen Formen [1]. Es erwies sich indes bald als vorteilhaft, die

[1] Es wurden im ganzen 22 Aeolidier-Arten, 12 Saccoglossen-Arten und 3 Doridier-Arten genauer untersucht. Eine Liste der in dieser Arbeit behandelten Arten ist auf Seite 470 zusammengestellt.

Morphologie und Histologie der Kolben — und soweit es notwendig schien auch des Körpers — an einem einzigen besonders geeigneten Beispiel zu beschreiben und dieses Bild durch einen Vergleich mit andern Arten zu vertiefen. Für die ausführliche Darstellung wählte ich *Trinchesia coerulea* (Montagu), die eine der häufigsten und zugleich schönsten Nudibranchier-Formen des westlichen Mittelmeers ist. Das Farbmuster der Nudibranchier wird in dieser Arbeit morphologisch und histologisch untersucht; die physiologischen, biochemischen und physikalischen Aspekte des Problems der Färbung können deshalb nur angedeutet werden.

Die vorliegende Arbeit entstand unter der Leitung von Herrn Prof. Dr. A. Portmann an der Zoologischen Anstalt Basel und im Laboratoire Arago in Banyuls-sur-mer (P.O.).

Es ist mir ein Bedürfnis, all denen, die zum Zustandekommen dieser Arbeit beigetragen haben, meinen Dank aussprechen zu dürfen: dem Direktor des Laboratoire Arago, Herrn Prof. G. Petit, der uns Basler Zoologen jederzeit Arbeitsplätze freihielt und so auch mir die Gelegenheit verschaffte, das Material unter denkbar guten Bedingungen selbst zu sammeln und es an Ort und Stelle zu studieren, für seine grosszügige Gastfreundschaft; der Kommission der St. Albanstiftung, insbesondere deren Präsidenten, Herrn Dr. A. Sarasin, für einen beträchtlichen Beitrag an die Aufenthaltskosten; Herrn Prof. Dr. R. Geigy für die Uebernahme des Korreferates; Herrn Prof. Dr. H. Nüesch und Herrn Dr. M. Reiff für Beratung und wertvolle Hilfe in technischen Fragen; Fräulein E. Sandmeier für ihre Hilfe beim Sammeln und Fixieren des Materials, ihre geschickte Mitarbeit beim Herstellen histologischer Präparate und besonders für die schöne und sorgfältige Ausführung des Originals zur Farbtafel.

Mein herzlichster Dank gilt aber meinem verehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. A. Portmann für die Stellung des Themas, das mich — ich darf es wohl aussprechen — in hohem Masse gefesselt und das es mir ermöglicht hat, mich in das Gebiet der marinen Zoologie einzuarbeiten; sodann für seine wertvollen Anregungen und seine unermüdliche Anteilnahme während der Durchführung der Untersuchungen. Besonders dankbar bin ich ihm dafür, dass er mich nicht bloss wissenschaftlich gefördert, sondern auch immer wieder die praktischen und materiellen Voraussetzungen für die mehrmaligen Aufenthalte am Meer geschaffen hat.

Opisthobranchier-Arten, die in dieser Arbeit beschrieben oder erwähnt werden [1].

Aeolidier:

Berghia coerulescens Laurillard
Coryphella lineata Lovén
Coryphella pedata Montagu
Dondice banyulensis Portmann et Sandmeier
Eubranchus tricolor Forbes
Facelina drummondi Thompson
Facelina punctata Alder et Hancock
Facelina rubrovittata Costa
Facelinopsis marioni Vayssière
Hervia costai Haefelfinger
Spurilla neapolitana Delle Chiaje
Trinchesia coerulea Montagu
Trinchesia foliata Forbes et Goodsir

Doridier:

Glossodoris gracilis Rapp
Glossodoris tricolor Cantraine

Saccoglossa:

Ercolania costai Pruvot-Fol
Ercolania trinchesii Pruvot-Fol
Placida dendritica Alder et Hancock

---

[1] Ausser *Dondice*, *Hervia* und *Glossodoris tricolor* wurden die systematischen Bezeichnungen der « Faune de France » gebraucht (Pruvot-Fol 1954).

I. TRINCHESIA COERULEA

A. Beschreibung eines Normaltiers

1. Aeussere Morphologie

a) Das ganze Tier.

Allgemeines, Oekologisches.

Das Material für die vorliegenden Untersuchungen wurde im Lauf von drei Jahren gesammelt, während derer ich zu verschiedenen Jahreszeiten jeweils mehrere Wochen in den französischen Meeresstationen von Banyuls-sur-mer (P.O.) und Villefranche-sur-mer (A.M.) zubrachte, um die Nudibranchier lebend zu studieren.

Die meisten Fänge führten wir entweder auf den algenbewachsenen Küstenfelsen oder im Posidonien-Herbier durch. In beiden Biotopen ist *Trinchesia coerulea* eine der häufigsten Arten.

Die kleinsten Trinchesien — Exemplare von nur 1,5-2 mm Länge [1] — wurden hauptsächlich in den Sommer- und Herbstmonaten (Juni, Juli und September, Oktober; im August keine Beobachtungen) gefunden, und zwar immer in den Algen der Uferzone. Ebenfalls im Juni und Juli sind in den Posidonien grosse Exemplare (8-10 mm) sehr zahlreich, während sie im Oktober nur vereinzelt vorkommen. Exemplare mittlerer Grösse (4-6 mm) sind während des ganzen Jahres in den Algen der Uferzone anzutreffen. Tiere dieser Grösse wurden mehrmals beim Laichen beobachtet. Die Eiablage ist bei *Trinchesia* offenbar nicht an eine bestimmte Jahreszeit gebunden, wie dies von gewissen Saccoglossen bekannt ist. Es scheint, dass *Trinchesia* eine langsam wachsende Art ist, denn Einzeltiere, die über eine Periode von fast zwei Monaten im Aquarium gehalten und mit Futter versehen wurden, nahmen nicht merklich an Grösse zu.

[1] Für die so dehnbaren Schnecken eine allgemein anwendbare Messmethode zu finden, dürfte schwierig sein. Wichtig ist vor allem, dass alle Messungen, die aufeinander bezogen werden, auf die gleiche Art gemacht werden. In dieser Arbeit bezeichnen die mm-Angaben den Abstand vom Vorderrand des Kopfes (ohne Rhinophoren) zur Schwanzspitze, und zwar in ausgestrecktem Zustand beim Kriechen, gemessen mit mm-Papier unter dem Binokular.

Trinchesia coerulea stellt in zweifacher Hinsicht ein besonders günstiges Untersuchungsobjekt für Studien der äussern Gestalt dar: sie ist meist leicht in grösserer Zahl zu finden und robust genug, um längere Perioden im Aquarium, ja auch Operationen (Entfernung der Rückenanhänge) gut zu überstehen, und zugleich veranschaulicht sie in eindrücklicher Weise die vielen Möglichkeiten der Musterbildung bei Nudibranchiern. Der Artname *coerulea* deutet an, dass das auffälligste Kennzeichen dieser Schnecke eine tiefblaue Färbung ist. Jeder Kolben trägt zwei goldgelbe und einen blauen Ring. Die Rückenanhänge bedecken einen grossen Teil des halbtransparenten weisslichen Körpers; nur an den Seiten und am Kopf ist weisses Pigment in unregelmässigen Streifen und Flecken sichtbar, und die Spitzen der Rhinophoren und Palpen sind durch goldgelbe Färbung, das Schwanzende durch helleres Gelb hervorgehoben (Tafel).

Kolbenzahl und Verteilung.

Die Kolben sind in zwei Gruppen angeordnet, einer kleinern vorn, einer grössern hinten. Zwischen beiden liegt das Pericard. Die vier Kolben unmittelbar vor und hinter dem Pericard sind stets die längsten und am vollständigsten ausgefärbt. Um sie herum gruppieren sich je nach dem Alter des Tieres 4-40 kleinere, in der Grösse abgestufte Kolben. Offenbar stellt die Pericardregion das Differenzierungszentrum dar, von dem aus die Bildung der Cerata in cranialer, caudaler und lateraler Richtung fortschreitet. Der Zuwachs erfolgt zunächst auf allen drei Seiten ungefähr gleichzeitig und in regelmässiger Anordnung. So entstehen in der kleinern vordern Kolben-Gruppe bis drei, in der grössern hintern Gruppe bis fünf Querreihen. Zur Vereinfachung der Beschreibungen habe ich die Kolben nach folgendem System numeriert (Abb. 1): Die Querreihen werden mit römischen Zahlen, die einzelnen Kolben einer Querreihe von der Mitte aus mit Buchstaben (*a-d*) bezeichnet und nach « rechts » und « links » unterschieden. Als Modell für die Numerierung diente eine *Trinchesia* von 7,8 mm Länge; die Zahlen wurden dann für alle Dimensionen beibehalten: so ist z. B. die Reihe vor dem Pericard immer Reihe III, auch dort, wo die I-Kolben noch nicht ausgebildet sind. In Abbildung 1 ist ausser der Anordnung der Kolben auch die Länge eines jeden Kolbens in μ

angegeben. Bei dem Modelltier (7,8 mm) massen die III- und IV*a*-Kolben rund 800 μ, die kleinsten 200 μ.

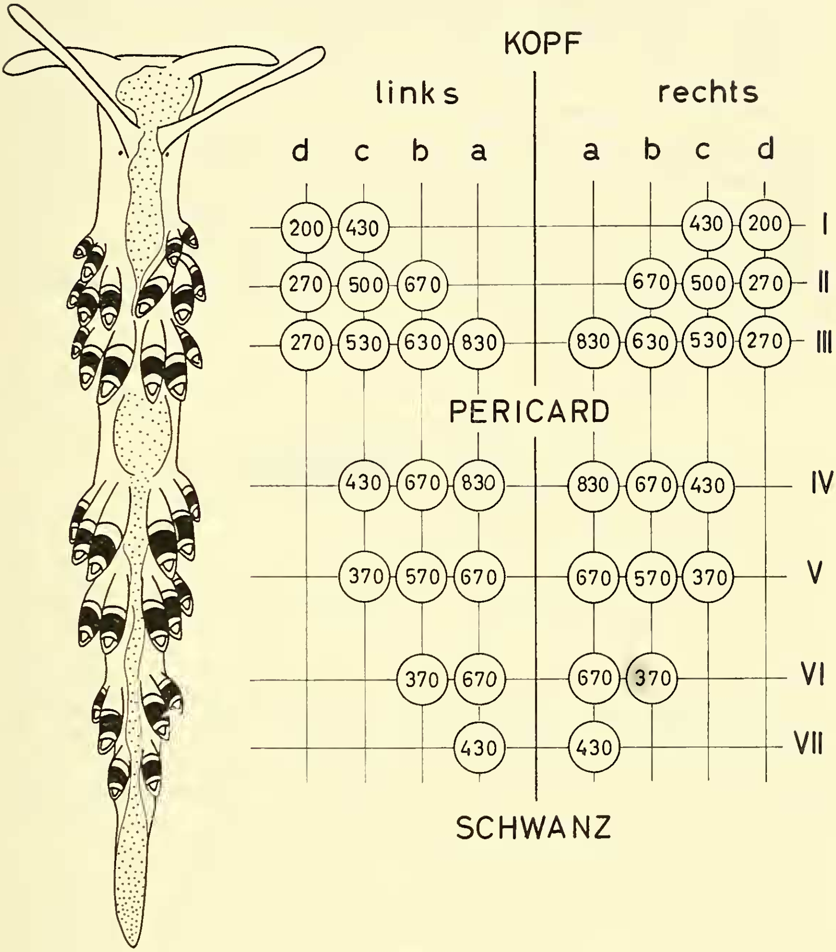


Abb. 1.

Anordnung der Kolben.

Links Modellexemplar (7,8 mm Länge) in lebendem Zustand.
Rechts Schema der Kolbenverteilung.
Bezeichnungen siehe Text.
In jedem Kreis ist die Länge des betreffenden Kolbens in μ angegeben.

In der hintern Gruppe stehen die *a*-*b*-*c*-Kolben in geraden Reihen hintereinander; die gesamte Rückenfläche vom Pericard

bis fast zur Schwanzspitze ist von Kolben bedeckt. In der vordern Hälfte dagegen bleibt der dorsale Bezirk zwischen Rhinophoren und III*a*-Kolben von Anhängen frei. In den beiden ersten Querreihen treten nur seitliche Kolben auf, doch keine, die dem dorsalen Paar der dritten Reihe entsprechen würden.

Die Regionen, die Kolben hervorbringen, stellen, schematisch aufgezeichnet, vier rechtwinklige Dreiecke dar, deren eine Ecke je den Standort eines III*a*- bzw. IV*a*-Kolbens markiert. Die vordern und hintern Dreiecke sind so orientiert, dass der gegen den Schwanz sich verjüngende Schneckenkörper bis auf die freie Fläche hinter dem Kopf von parallel verlaufenden Längs- und Querreihen von Kolben bedeckt ist, und dass auf den Seiten eine gerade Abschlusslinie entsteht (Abb. 2).

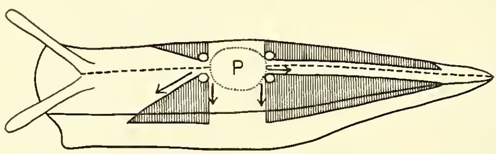


Abb. 2.
Schematische Darstellung der kolbenbildenden Bezirke.
P = Pericard. Erklärung im Text.

Die Richtung der Pfeile auf dem Schema (Abb. 2) bezeichnet die Reihenfolge der Anlagen, somit gleichzeitig die Verminderung der Kolbenlänge. Der Grössenunterschied innerhalb einer Querreihe vom dorsal zum mehr lateral gelegenen Kolben beträgt aber oft bedeutend mehr als zwischen zwei entsprechenden Kolben aufeinanderfolgender Querreihen. Wenn die Kolbenlänge als Mass der Kolbenbildungspotenz gelten kann, so nimmt diese also in lateraler Richtung rascher ab als in cranialer und vor allem in caudaler.

Bei den meisten Tieren bestehen geringe Unterschiede in der Kolbenzahl der rechten und linken Körperhälfte. Da es sich aber durchwegs um die allerjüngsten Anlagen handelt, die auf der einen Seite schon ausgebildet sein, auf der andern noch fehlen können, haben diese Unterschiede auf das Gesamtbild keinen Einfluss [1]. Die

[1] Durch Unfall verloren gegangene und in Regeneration begriffene Kolben, die wegen ihrer Kleinheit das Bild stören, müssen in diesem Zusammenhang natürlich unberücksichtigt bleiben.

von den Kolben teilweise verdeckte Geschlechtspapille (auf der rechten Seite ventral von Kolbengruppe II) und die Afteröffnung (cranial von Kolben IV*a* rechts) sind die einzigen Anzeichen dafür, dass die äusserlich bilateralsymmetrische Schnecke sich aus einer Gastropoden-typischen Veliger-Larve entwickelt hat und auch im Adultzustand eine keineswegs symmetrische innere Organisation besitzt.

Die Beziehungen der innern Organe, namentlich der Verdauungsorgane zu den symmetrisch angeordneten Körperanhängen sollen im nächsten Kapitel untersucht werden. Leider ist es nicht möglich, der vielleicht noch spannenderen Frage nach der Umwandlung der asymmetrischen Larve in die symmetrische Adultform nachzugehen, denn die Aufzucht pelagisch lebender Veliger ist noch kaum je geglückt, und auf einen derartigen Versuch musste jedenfalls im Rahmen dieser morphologischen Studie verzichtet werden.

Es konnten nur Adultformen und keine Entwicklungsstadien zur Untersuchung gelangen. Die kleinsten Trinchesien, die ich gefunden habe, sind zwar noch nicht geschlechtsreif und insofern als Jugendformen zu bezeichnen; in ihrer Körpergestalt unterscheiden sie sich aber nicht von den geschlechtsreifen Tieren. Die längsten Exemplare, die beobachtet wurden, massen 9 mm [1]. Wenn *Trinchesia* im Lauf ihres Adult-Daseins um das Sechsfache an Grösse zunimmt, stellt sich die Frage, in welcher Weise sich die für die äussere Erscheinung bestimmenden Rückenanhänge in ihrer Gesamtheit im Lauf der langen Wachstumsperiode verändern. Da das Wachstum bei *Trinchesia* sehr langsam vor sich geht, konnten die nachfolgenden Angaben nicht durch Beobachtung bestimmter Individuen über eine Zeitspanne sondern nur durch vergleichende Betrachtung von Exemplaren verschiedener Grösse gewonnen werden.

Von besonderem Interesse sind die allerkleinsten Tiere. Grösse und Kolbenzahl von 11 Exemplaren von 2 mm und weniger sind in Abbildung 3 aufgeführt. Aus der Zusammenstellung geht folgendes hervor:

---

[1] Nach Abschluss meiner Beobachtungen wurden in Banyuls Exemplare von 17 mm Länge gefunden.

1,2 mm	*1,5 mm*	*1,8 mm*	*2 mm*
O O 1 * * 1 —— * * 1 O O 1	O O 1 O * * 2/1 —— * * 1 × × 1	O × × O 2 O * * O 2 —— O * * O 2 * * 1 O O 1	O × × O 2 × * * × 2 —— O * * O 2 × × 1 O O 1
	O O 1 O * O 2/1 —— * O 1 O O 1	O × × O 2 × × * × 2 —— O * * O 2 * * 1 O O 1	O O O 2/1 O × * O 2 —— O * * O 2 * * 1 O O 1
	O O * O 2 × O * O 2 —— O * O O 2 O O 1	O × × O 2 × * * × 2 —— O * * O 2 × × 1 O O 1	O * * O 2 × * O × 2 —— O * O 1/2 O × 1 O O 1
	O * O 1/2 * * * 1/2 —— * * 1		

ABB. 3.

Zahl und Anordnung der Kolben bei Exemplaren von 1,2—2 mm Länge:

Zeichenerklärung:

Schema der Kolbenanordnung siehe Abb. 1.
Die Zahlen geben die halbe Kolbenzahl an (2/1 = links/rechts).

* = Voll pigmentierter Kolben.
× = Teilweise pigmentierter Kolben.
O = Nicht pigmentierter Kolben.

Das kleinste Exemplar, das überhaupt gefunden wurde, hatte 8 Kolben, wovon 4 die fertige Pigmentierung aufwiesen, die andern vier noch so gut wie unpigmentiert waren.

Anzahl, Anordnung und Ausbildungsstufe der Kolben sind bei den 1,8-2 mm-Exemplaren weitgehend konstant, nämlich 2 - 2 --- 2 - 1 - 1, bei den etwas kleineren Tieren (1,5 mm) dagegen variieren sie von einem Individuum zum andern.

An diesen kleinsten Exemplaren fällt ausserdem auf, wie stark oft die rechte und linke Kolbengruppe im Ausbildungsgrad von-

einander abweichen. Eine feste Regel ist in dieser Asymmetrie nicht zu erkennen.

Offenbar stellt das Stadium von 2 mm Länge mit beiderseits drei voll pigmentierten und je fünf kleinern Kolben den Zustand einer ersten gleichmässigen Kolbenanordnung dar, einen Zustand, der auf verschiedenen Wegen erreicht werden kann, da vorher die Reihenfolge der Anlagen nicht festgelegt ist. Jetzt werden die anfangs beträchtlichen Grössenunterschiede zwischen der rechten und linken Seite ausgeglichen; bei Exemplaren über 3 mm findet man viel seltener zu kleine Kolben, und diese sind wohl eher als in Regeneration begriffene Bildungen verlorener Kolben zu deuten.

Ob die kleinen Exemplare mit der bei drei von fünf Individuen so auffallenden Asymmetrie der ersten Kolbenanlagen als Zwischenstadien auf dem Wege der Umwandlung vom asymmetrischen Veliger zur äusserlich symmetrischen Schnecke anzusehen sind, kann nicht entschieden werden, solange nicht die Möglichkeit besteht, die Metamorphose selber zu verfolgen. Jedenfalls verdient aber die Tatsache dieser Erscheinung jetzt schon Beachtung.

Bei Trinchesien von mittlerer Grösse (5 mm) besteht die vordere Kolbengruppe aus drei Querreihen zu zwei, drei und vier Kolben, die hintere Gruppe aus vier Querreihen zu drei (vier), drei, zwei und einem Kolben auf jeder Seite. Für die vordere Gruppe ist damit in den meisten Fällen die Maximalzahl erreicht; nur bei ganz grossen Exemplaren findet man vier vordere Querreihen, während in der hintern Gruppe schon bei 7 mm-Exemplaren eine achte Querreihe und in den Reihen IV-VII zusätzliche seitliche Kolben angelegt werden.

Färbung und Symmetrie.

Das Pericard mit den beiden Kolbenpaaren III*a* und IV*a* wurde als Differenzierungszentrum für die Bildung von Rückenanhängen erkannt. Im folgenden soll untersucht werden, ob der Einfluss dieses Differenzierungszentrums sich ausser auf Anzahl, Grösse und Verteilung der Kolben auch auf deren Färbung auswirkt.

Die drei Ringe von *Trinchesia coerulea* in den Kontrastfarben Blau und Gelb bedeuten gegenüber den einfachern Mustern mancher anderer Aeolidier-Arten — die häufig nur aus zwei Komponenten zusammengesetzt sind, der einheitlich gefärbten Leber und einem Hautpigment — eine ausgesprochene Steigerung. Auch der

Nesselsack tritt bei *Trinchesia* stärker als bei andern Arten in Erscheinung; im Gegensatz zu den entsprechenden beinahe transparenten Gebilden einer *Coryphella* oder *Facelina* ist er undurchsichtig gelblichweiss gefärbt. Entsprechend seiner reicheren Differenzierung weist der Kolben von *Trinchesia* eine nuanciertere

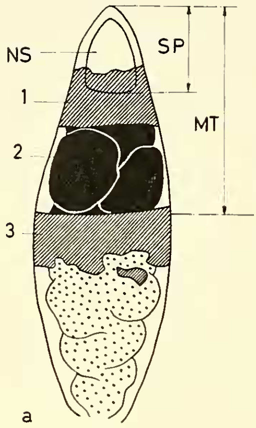


Abb. 4.

a-Kolben eines Posidonien-Exemplars. Ansicht von drei Seiten.

a) Von dorsal. 1. Oberer gelber Ring. SP Spitze mit Nesselsack (NS)
b) Von der Seite. 2. Blauer ,, MT Musterteil.
c) Von ventral. 3. Unterer ,, ,,

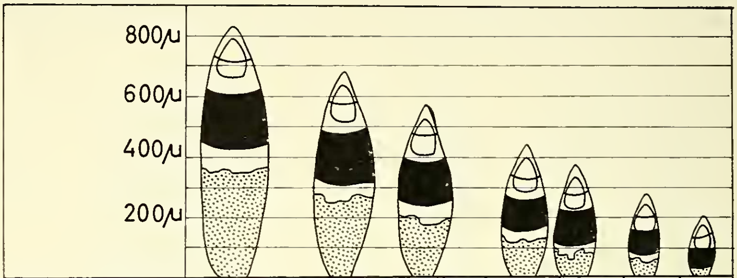
Abstufung der Musterintensität von der Spitze zur Basis auf als etwa ein gleichmässig roter *Coryphella*-Kolben. Die Zone intensivster Färbung umfasst den weissen Nesselsack, den obern gelben und den blauen Ring. Darauf folgt, schon weniger ausgeprägt, der lockere untere gelbe Ring, und dem basalen Teil des Kolbens schliesslich fehlt das Hautpigment überhaupt, hier schimmert bloss die olivgrüne Leber durch. Bei den jeweils grössten Kolben eines Exemplars nehmen Spitze mit Nesselsack, oberer gelber und blauer Ring ungefähr die Hälfte der ganzen Kolbenlänge ein (Abb. 4).

Dadurch dass die gelben und blauen Ringe auf den Kolben jeder Länge nahezu die gleiche Breite haben, entsteht eine einheitliche Wirkung von quer über das Tier laufenden gelben und blauen Bändern. Auch die weissen Spitzen der Kolben — d. h. die

Nesselsäcke — sind überall ungefähr gleich gross. Wenn aber Nesselsack, gelber und blauer Streifen etwa eines IV*c*-Kolbens beinahe dieselben Dimensionen haben wie die entsprechenden Elemente eines *a*-Kolbens, IV*c* aber im ganzen nur halb so lang ist wie IV*a*, so muss der Anteil der intensiv gefärbten Zone beim IV*c*-Kolben im Verhältnis grösser sein als beim medianen Kolben, d. h. er reicht über die Kolbenmitte hinab. Um die Proportionsunterschiede deutlich werden zu lassen, wurde die Länge des distalen Bereichs von der Spitze bis und mit dem blauen Ring — die fortan als «Musterteil» bezeichnet werden soll — bei den Kolben aller Grössenklassen eines Exemplars (7,8 mm Körperlänge) gemessen. Die Länge des Musterteils im Verhältnis zur gesamten Kolbenlänge wurde in Prozent angegeben (Abb. 5). Der untere gelbe Ring kann in die Messungen nicht miteinbezogen werden, weil er durchwegs zu wenig scharf abgegrenzt ist und bei kleineren Kolben überhaupt fehlt. Da bei den jungen Kolben kleinerer Exemplare auch das Blau und das distale Gelb noch nicht oder erst als isolierte Punkte ausgebildet sind, gerade diese Kolbenanlagen aber für den Vergleich besonders aufschlussreich sind, stehen neben den Werten für den Musterteil auch die entsprechenden Zahlen für die Spitze mit dem Nesselsack allein.

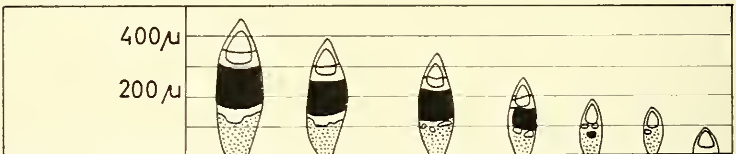
Aus Abbildung 5 geht folgendes hervor: Je kleiner ein Kolben, desto grösser ist der prozentuale Anteil der als Musterteil zusammengefassten gelb und blau gefärbten Kolbenbezirke und der weissen Nesselsack-Spitze. Da die kleinsten Kolben stets die zuletzt angelegten, also die zuäusserst an der kolbenbildenden Zone befindlichen sind, ist mit diesem Satz auch die eingangs gestellte Frage nach dem Einfluss des Differenzierungszentrums beantwortet: Nicht allein die Grösse eines Kolbens sondern in noch viel ausgeprägterem Mass seine Färbung ist ein Feldmerkmal, d. h. sie ist in ihrer Ausdehnung von der Stellung des Kolbens am Körper abhängig; Zentrum des Differenzierungsfeldes ist auch für die Färbung wiederum das Pericard mit den beiden Kolbenpaaren III*a* und IV*a*. Diese Kolben weisen prozentual den geringsten Färbungsanteil auf; mit zunehmender Entfernung von einem dieser Kolben verstärkt sich kontinuierlich die Tendenz zur immer ausschliesslicheren Ausbildung des Spitzenteils, bis sie in den jüngsten Anlagen, die nichts anderes als ein Höcker mit einem mächtigen Nesselsack sind, ihren Höhepunkt erreicht.

Die allgemeine Gültigkeit dieser aus der Beobachtung eines einzigen Exemplars abgeleiteten Aussagen kann durch Vergleichsmessungen an Trinchesien, die kleiner oder grösser sind als das Modellexemplar, nachgeprüft werden.



Länge \ Kolben Nr.		IIIa IVa	VIa IVb IIb	Vb	VIIa Ic	VIb Vc	IId IIId	Id
Kolben	μ	830	670	570	430	370	270	200
Musterteil	μ	410	370	340	270	270	200	170
	%	50	55	60	63	73	75	85
Spitze m. NS.	μ	170	170	170	160	150	120	110
	%	20	25	30	37	40	44	55

5



Länge \ Kolben Nr		IVa	Va IIb	IIIb	VIa IVb	IIc	IVb	IIc
Kolben	μ	450	385	334	250	184	150	84
Musterteil	μ	290	240	220	180			
	%	65	62	66	72			
Spitze m. NS.	μ	140	120	110	90	80	70	70
	%	31	31	33	36	43	47	83

6

Abb. 5 und 6.

Proportionen der Kolbenfärbung.

Kolben verschiedener Länge eines Exemplars von 7,8 mm (Abb. 5) und 2,5 mm (Abb. 6) Körperlänge.

Länge des Musterteils und der Spitze bis und mit Nesselsack sind in μ und % angegeben.

Die Darstellung der Kolben einer 2,5 mm langen *Trinchesia* (Abb. 6) zeigt, dass trotz der absolut geringeren Dimensionen die Kolben nach dem gleichen Prinzip gefärbt sind wie beim grösseren Exemplar. Auch hier sind es die vier um das Pericard gruppierten Kolben, die als längste Anhänge (450 μ) mit dem relativ kleinsten Musterteil am Anfang einer Reihe von immer kleiner werdenden Kolben stehen, deren Musterteil immer weiter hinabreicht. Andersartig ist bei dieser kleineren Kolbenreihe nur die noch unvollständige Ausbildung der drei Farbringe, ferner der grössere prozentuale Anteil (65%), den der Musterteil bei den grössten Kolben einnimmt, gegenüber nur 50% beim 7,8 mm-Exemplar. Bei einem der längsten Exemplare (9 mm) anderseits ist der Wert für die III*a*- und IV*a*-Kolben meistens weniger als 50% (z. B. 44%), und selbst die kürzesten Auswüchse weisen schon alle drei Ringe auf. Demnach stellen die vier Kolben III*a* und IV*a* zwar bei Tieren jeder Grösse stets die Anhänge mit dem geringsten Musteranteil dar, die absoluten Proportionen verschieben sich aber mit der Grössenzunahme, weil offenbar die drei Ringe, nachdem sie einmal ausgebildet sind, in der Höhe nur wenig wachsen, sondern der basale Teil des Kolbens länger wird. (Vgl. aber hierzu Regenerations-Versuche, Seite 533).

Die Intensität der Färbung nimmt im Lauf des Wachstums von 2 bis 9 mm Körperlänge zu; namentlich die Orangekomponente (siehe S. 501) der gelben Ringe ist bei jungen Exemplaren noch sehr spärlich, bei den grossen Tieren aus den Posidonien aber in hoher Konzentration vorhanden.

Die Ergebnisse von Regenerationsversuchen beleuchten das Problem der Feldwirkung bei der Kolbendifferenzierung noch von einer andern Seite. Da *Trinchesia* sehr langsam wächst, ist es nicht möglich, einen einzelnen Kolben durch mehrere Stadien zu verfolgen, jedenfalls nicht einen « natürlich angelegten ». Regenerationsversuche (siehe S. 533) bieten dafür einen gewissen Ersatz. Der Vergleich regenerierender Kolben an verschiedenen Körperstellen zeigt, dass tatsächlich die Entstehungsweise der medianen Kolben eine andere ist als diejenige der seitlichen: median wird von Anfang an verkleinerter *a*-Kolben gebildet, der rasch in die Länge wächst, seitlich entsteht nur ein Höcker, der fast ganz vom Nesselsack ausgefüllt ist und nicht oder nur langsam grösser wird.

Die kleinen seitlichen Auswüchse, die man auch bei mittelgrossen und bei den grössten Trinchesien findet, und die man

zunächst als « junge » Kolben zu betrachten geneigt sein mag, verkörpern also nicht das Jugensdtadium der Kolben schlechthin. Demgemäss ist die in den Abbildungen 5 und 6 dargestellte Folge von in der Grösse abgestuften Kolben auch nicht etwa als Entwicklungsreihe aufzufassen. Ausschnitte daraus mögen zwar tatsächlich aufeinanderfolgende Stadien der Entwicklung eines Kolbens darstellen: der Kolben IV*c* einer 5 mm-*Trinchesia* etwa misst 200 μ und besteht aus einem hellen Leberschlauch und einem Nesselsack, der gerade die Hälfte des ganzen Kolbens einnimmt. Bei der 9 mm-*Trinchesia* ist dieser Kolben dreimal so lang geworden, der Nesselsack macht nur noch einen Drittel der Gesamtlänge aus, die Pigmentierung ist vervollständigt, und ventral von IV*c* ist eine neue Anlage entstanden, bei der nun das Verhältnis Nesselsack/Leber von 1/1 verwirklicht ist. Kein Kolben durchläuft jedoch alle in Abbildung 5 abgebildeten Grössen- und Färbungsstufen: die seitlichen Anhänge sind nicht dazu bestimmt, je die Länge eines *a*-Kolbens zu erreichen; die *a*-Kolben anderseits sehen — wie bereits gesagt wurde — in ihren frühen Stadien anders aus als die kleinsten Bildungen in den Abbildungen 5 und 6.

Bei der Beurteilung der Grösse, Färbung und innern Struktur — soweit diese äusserlich in Erscheinung tritt — eines einzelnen Kolbens innerhalb der Gesamtheit der Cerata sind demnach zwei Gegebenheiten auseinanderzuhalten, die sich in ihren Auswirkungen auf die Ausbildung des Kolbens überschneiden, nämlich die Feldwirkung und der Wachstumsprozess.

Symmetrie der Kolben.

In den bisherigen Beschreibungen war immer von Pigment-« Ringen » die Rede. Tatsächlich bilden die einzelnen Kolben zusammen eine geschlossene Fläche mit lückenloser gelb-blauer Musterung, sodass die Vorstellung entstehen kann, jeder einzelne dieser Kolben sei ringsum gleichmässig gefärbt. Reizt man aber eine *Trinchesia* durch Berührung, sodass sie die Kolben, die normalerweise dem Körper anliegen, hochstellt, so wird eine regelrechte « Rückseite » sichtbar, deren Zeichnung höchst unvollkommen ist: Der obere gelbe Ring läuft hinten in zwei spitze Enden aus, die sich meist nicht berühren, das Blau ist überhaupt unterdrückt, nur die Leber ist gelegentlich dunkler gefärbt als weiter unten, und vom untern gelben Ring ist oft nicht mehr als

eine Gruppe einzelner Punkte zu sehen (Abb. 4). Zumindest was die Färbung betrifft, ist also ein Kolben nicht ringsum gleich beschaffen, sondern er weist eine Differenzierung in eine Dorsal- und Ventralseite auf und besitzt damit bilateralen Bau mit einer einzigen Symmetrieebene.

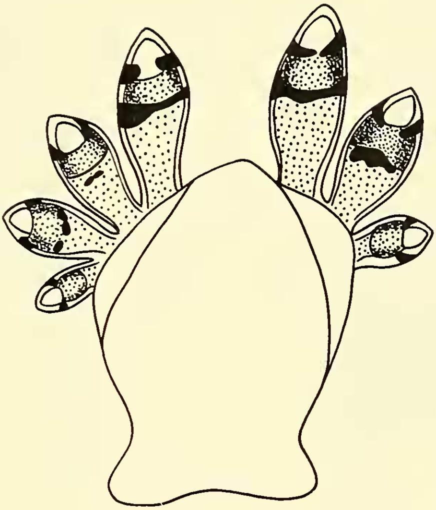


Abb. 7.
Kolben-Querreihe in der Ansicht von hinten.

Bei den *a*-Kolben, die am meisten median liegen, fällt die Symmetrieebene beinahe mit der (Para-) Sagittalebene der Schnecke zusammen; die Bezeichnungen « dorsal » und « ventral » können also ohne weiteres auch auf diese Kolben angewendet werden. Wären die mehr seitlich gelegenen Kolben gleich orientiert — also stets die Dorsalseite pigmentiert, die Ventralseite nicht — so müssten diese Kolben mehr und mehr in der Seitenansicht erscheinen. Tatsächlich trägt aber immer die nach aussen gerichtete, sichtbare Seite das Muster, die dem Körper anliegende Hälfte ist indifferent gefärbt; die Symmetrieebene eines jeden Kolbens steht folglich senkrecht zur Körperoberfläche. Diese Verhältnisse sind in Abbildung 7 dargestellt, die eine Kolbenreihe in der Ansicht von hinten zeigt.

b) Der einzelne Kolben

Analyse der Färbung.

Da an der Färbung des *Trinchesia*-Kolbens nicht nur die Haut allein, sondern auch Leber und Nesselsack beteiligt sind, sei eine

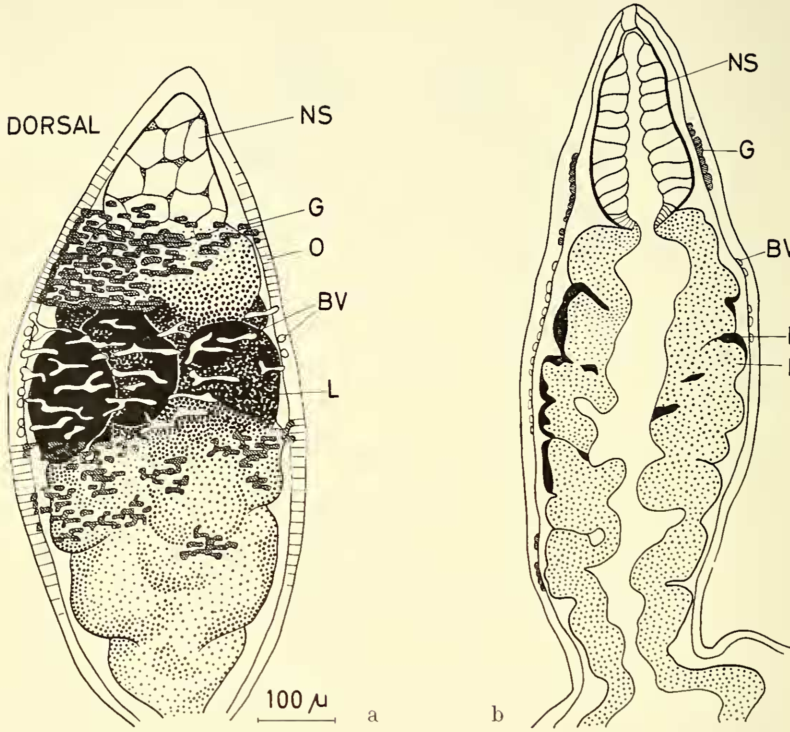


Abb. 8*a*.
Seitenansicht eines frisch vom Tier abgetrennten Kolbens.

Abb. 8*b*.
Sagittalschnitt durch einen Kolben von gleicher Grösse wie *a)* aus drei Schnitten kombiniert. Carnoy/Hämalaun.

Uebersicht über den Aufbau eines Rückenkolbens vorausgeschickt (Abb. 8).

Der zentrale Teil des Kolbens wird vom Leberschlauch eingenommen, dessen distales Ende zum Nesselsack umgestaltet ist. Leber und Nesselsack sind bei *Trinchesia* durch eine einfache

Einschnürung voneinander getrennt. Das Integument ist als Hautmuskelschlauch zu bezeichnen: auf die einschichtige Epidermis folgen je eine dünne Schicht von Ring- und Längsmuskeln. Der Raum zwischen Haut und Leber enthält Bindegewebezellen und Blutlakunen.

Pigmente kommen bei *Trinchesia* ausschliesslich in der Epidermis und in der Leber bzw. im Nesselsack vor. Die gelben und blauen Ringe stellen Oberflächenbildungen dar, und die Leber liefert den Hintergrund, der je nach der Intensität der Hautfärbung verschieden stark durchschimmert.

Zur Untersuchung der lebenden Gewebe stellte ich Präparate von frisch vom Tier abgetrennten Kolben oder freipräparierten Hautstücken in Meerwasser her. Ich verwendete Vergrösserungen bis zu 1500x. Als Beleuchtung dienten zwei Niedervoltlampen, von denen die eine für Betrachtung bei durchfallendem, die andere bei auffallendem Licht eingestellt wurden.

(1) Epidermis (Abb. 9)

Die gelben Ringe sind aus zwei Komponenten zusammengesetzt, goldgelb glänzenden Körnern und diffus verteiltem Orangepigment. Die gelben Körner sind im basalen, das Orangepigment im distalen Teil der Epidermiszellen lokalisiert. Die Blaufärbung wird durch Vakuolen hervorgerufen, die wie die gelben Körner im basalen Zellteil liegen. Beide Farbelemente sehen im Schnitt ungefähr rund, in der Aufsicht länglich aus. Im Unterschied zu den eher gedrungenen Körnern des obern gelben Rings haben diejenigen des untern Rings sowie die Blauvakuolen stark verzweigte Formen (Abb. 15). Gegen den blauen Streifen bilden die gelben Körner beiderseits eine scharfe Grenzlinie, während der distale bzw. proximale Abschluss je eines Ringes viel unregelmässiger ist. Dasselbe gilt für die Orangefärbung. Am intensivsten ist sie in den Zellen, die gelbe Körner enthalten. Sowohl gegen die Spitze wie gegen die Basis des Kolbens reicht sie mehr oder weniger weit über die Zone der gelben Ringe hinaus und wird hier allmählich schwächer. Sehr scharf ist hingegen die Grenze gegen den blauen Ring. Abbildung 9 zeigt, dass nur die äusserste Zelle, die Blauvakuolen enthält, gerade noch einen schwachen Schimmer von Orangegelb aufweist.

Bei abwechselnder Betrachtung eines Hautstückes im durchfallenden und auffallenden Licht stellt man fest, dass die Blau-

vakuolen nur solange blau erscheinen, als sie die Lichtstrahlen reflektieren; treten diese durch die Vakuolen hindurch, so verschwindet die Blaufärbung. Auch das Aussehen der Gelbkörner

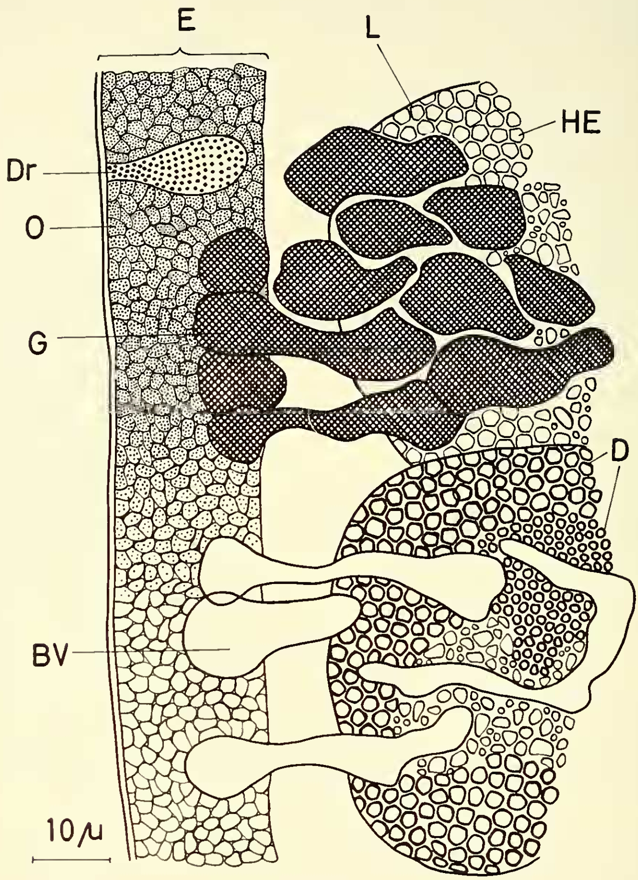


Abb. 9.
Randzone eines lebenden Kolbens.
Gelbkörner (G) und Blauvakuolen (BV) im optischen Schnitt und in Aufsicht.
Orangepigment (O) punktiert.

wechselt mit den Beleuchtungsbedingungen: im auffallenden Licht haben die Körner einen metallischen Glanz, im durchfallenden Licht sind sie schmutzigbraun. Einzig das Orangepigment bleibt unverändert. Offenbar handelt es sich beim Blau und beim

Metallglanz des Gelb um sogenannte Strukturfarben, d.h. Farbeffekte, die durch die besondere Struktur eines an sich nicht gefärbten Körpers hervorgerufen werden. Charakteristisch für diese Art von Farbwirkung ist, dass der Effekt verschwindet, sobald der Lichteinfall, somit die Reflexions- und Absorptions-verhältnisse, verändert werden. Unter natürlichen Verhältnissen befinden sich die transparenten Blauvakuolen vor der an dieser Stelle sozusagen schwarzen Leber; der dunkle Hintergrund absorbiert alle Lichtstrahlen, die nicht von den Blauvakuolen reflektiert werden und ist verantwortlich dafür, dass die nicht besonders dicht liegenden, dünnen, verzweigten Blauelemente eine tiefblaue Färbung des ganzen Bereichs hervorrufen.

Die Einzelheiten der Gelb und Blau erzeugenden Strukturen werden im nächsten Abschnitt behandelt werden. Hier sei bloss festgehalten, dass die blaue Farbe eine kombinierte Leistung der Epidermisvakuolen und der darunter liegenden Leberzellen darstellt.

Nach dem gleichen Prinzip wie die gelben Ringe der Kolben ist die Färbung der Rhinophoren und Palpen aufgebaut: Körner im basalen, diffus gelöstes Pigment im distalen Teil der Epidermiszellen; nur sind hier beide Komponenten heller als auf den Kolben. Die Körner sind blass gelb, und das diffuse Pigment ist goldgelb statt orange.

Auch in der Haut des Körpers befinden sich stellenweise Ablagerungen von Körnern, die, abgesehen von der Farbe, in allen Eigenschaften mit den Gelbkörnern übereinstimmen. Sie bilden unregelmässige weisse Flecken und Streifen auf Kopf, Fühlerbasis, Rumpf und Schwanz. Die Betrachtung eines unfixierten Hautstückes — oder auch eines Gefrierschnittes — zeigt, dass wie bei den Gelbkörnern der Weisseffekt nur im reflektierten Licht auftritt, während die Körner im durchfallenden Licht graubraun aussehen. Diese Kristalle liegen — ebenfalls wie die Gelbkörner — im basalen Teil der Epidermiszellen. Der distale Zellteil ist hier stets frei von Pigment.

(2) Leber (Abb. 8).

Das Leberepithel ist im Kolben nicht gestreckt, sondern bildet um den zentralen Hohlraum nach allen Seiten mehrere Ausbuchtungen von annähernd kugeliger Gestalt, die auf dem Schnitt als

einfache Falten, bei der Aufsicht auf ein frisches Totalpräparat als ovale oder kreisförmige Bezirke erscheinen. Aeusserlich gleicht die Leber am ehesten einer Traube, die so dicht gewachsen ist, dass die einzelnen « Beeren » gegen aussen eine nahezu geschlossene Fläche bilden. Auf der ganzen Höhe eines Kolbens zählt man vier bis sechs derartiger Ausbuchtungen. Die Faltenbildungen sind permanent; sie werden durch die Kontraktionen des Kolbens (bei Berührung, beim Fressen etc.) nicht verändert.

Die Farbe der Leber wechselt je nach dem Ernährungszustand des Tieres. Als Hauptfarbe ist für die Tiere aus den Algen der Uferzone ein mehr oder weniger helles Olivgrün, für die Exemplare aus dem Posidonien-Herbier (6-8 m Tiefe) ein sehr helles Ockerbraun anzugeben (s. Tafel). Neben diesem Grundton kommen bei allen Exemplaren dunkle Elemente vor, die im Bereich der Blaufärbung so dicht liegen, dass die Leber an dieser Stelle geradezu schwarz erscheint. Bei den grossen Posidonien-Exemplaren, bei denen alle hier beschriebenen Gesetzmässigkeiten der Musterung in der vollkommensten Form auftreten, ist der Schwarz-Anteil am engsten auf die Blauzone beschränkt. Nur der gegen oben bzw. vorn gerichtete Teil der Leber ist schwarz, also nur genau die Stelle, an der die Blaufärbung vorkommt (Abb. 4). Aber auch bei den im allgemeinen kleinern Exemplaren aus der Felsenzone ist eine deutliche Konzentration des schwarzen Materials an der Blaustelle festzustellen, wenn auch dessen Verteilung auf Kolben-Vorder- und Rückseite nicht so differenziert ist und der basale Kolbenteil gelegentlich grössere schwarze Flecken aufweist.

Die fast schwarze Farbe der Blauzone rührt von dunkelgrünen Vakuolen her, die in den Zellen so nah beieinander liegen, dass sie polyedrische Form annehmen. Ihr Durchmesser schwankt zwischen 1 und 2, auch 3μ; doch enthält jede Zelle nur Vakuolen von ungefähr derselben Grösse. Auch distal und proximal vom blauen Ring kommen solche Vakuolenzellen vor, allerdings viel seltener; und die Farbe der Vakuolen ist meistens deutlich heller. Hier überwiegt eine zweite Art von Zellen, die zur Unterscheidung von den « Vakuolenzellen » als «Verdauungszellen» bezeichnet werden. Im Bereich der schwarzen Schollen sind diese Zellen schwer sichtbar, weil sie mehr zentral liegen und deshalb von den ohnehin intensiver gefärbten Vakuolenzellen überdeckt werden. Ihre jeweilige Farbe hängt vom Zustand der Ernährung ab.

Ueber die Form der Zellen lässt sich auf Grund der Beobachtungen am frischen Material nichts aussagen: im natürlichen Zellverband sind die Zellgrenzen nicht sichtbar, ebensowenig wie die Zellkerne. Setzt man durch leichten Druck auf das Deckglas die Zellen in Freiheit, so nehmen sie Kugelform an. Auch dann sind aber die beiden Zellsorten leicht zu unterscheiden: die Vakuolen-

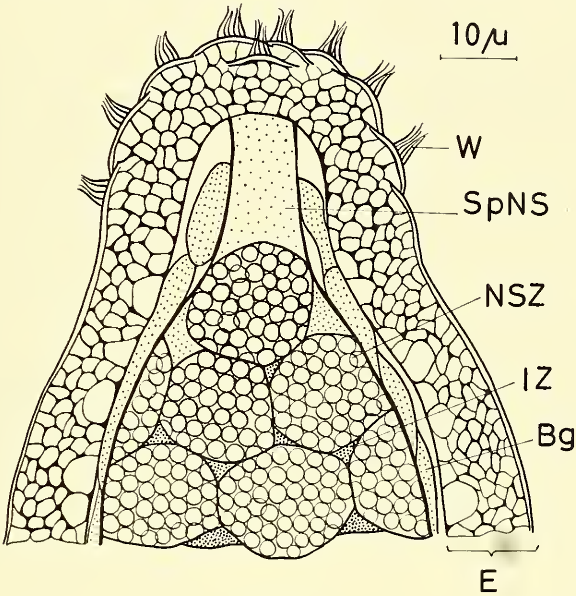


Abb. 10.
Kolbenspitze, Frischpräparat.
Interstitielle Zellen (IZ) mit Orangepigment.

zellen sind prall gefüllt mit lauter gleich grossen Elementen, während die Verdauungszellen verschiedenartige Einschlüsse enthalten (Abb. 37). In einer Verdauungszelle kommen Vakuolen jeder Grösse zwischen 1 und 6μ in allen Uebergängen von transparent-farblos bis saftig olivgrün vor, daneben ganz kleine dunkle Körnchen und mehr oder weniger stark grüne Körper von unregelmässiger Form.

In den Verdauungszellen der Exemplare aus den Posidonien findet man keine grünen Einschlüsse, sondern ockerbraune und höchstens blassgrüne. Auch die Vakuolen der Vakuolenzellen haben einen mehr bräunlichen Ton.

Jene Teile der Leberschläuche, die im Körper die Verbindung zwischen den einzelnen Kolben einer Querreihe herstellen, enthalten im wesentlichen die gleichen Elemente wie die Leber im basalen Teil des Kolbens, d.h. hauptsächlich Verdauungszellen, daneben — dies freilich nicht immer — vereinzelte Vakuolenzellen.

Nesselsack (Abb. 10).

Der gelblichweisse Farbton des Nesselsacks von *Trinchesia* kommt einerseits dadurch zustande, dass zwischen den in der Aufsicht polygonalen Nesselsackzellen geringe Mengen von Orangepigment vorhanden sind, sodann durch eine speziell dem Nesselsack von *Trinchesia coerulea* eigene Vakuolenstruktur der Zellen. Die peripheren Teile der Nesselsackzellen sind ausgefüllt mit kleinen runden Vakuolen (Durchmesser ca. 2μ), die im durchfallenden Licht blass grünlich aussehen und offenbar für diffuse Reflexion des Lichtes sorgen und so die Wirkung von opakem Weiss hervorrufen. Die Nematocysten liegen in der distalen Zellhälfte, d.h. weiter innen. Es sind bei *Trinchesia*, die sich von Sertularien ernährt, lauter gleichartige lanzettförmige Nesselkapseln von 6-8μ Länge.

Strukturfarben und Pigmente

(1) Strukturfarben

Farben, die wie das Blau und das Gelb von *Trinchesia* auf Grund der bestimmten Struktur eines an sich ungefärbten Körpers zustandekommen, werden in den Darstellungen der tierischen Färbung als *Strukturfarben* von den Pigmentfarben abgetrennt.

Die beiden häufigsten physikalischen Phänomene, die für die Erzeugung solcher Strukturfarben bei Tieren in Frage kommen, sind Interferenz und Tyndall-Effekt. I n t e r f e r e n z f a r b e n entstehen durch Reflexion und Brechung der Lichtstrahlen an der obern und untern Grenzfläche dünner Lamellen, die einen andern Brechungsindex haben als das umgebende Medium, und deren Dicke im Bereich der Wellenlänge des Lichtes liegt. Bekannte Interferenzerscheinungen — auch « Farben dünner Plättchen » genannt — sind die Schillerfarben der Vogelfedern, die irisierenden Farben vieler Schmetterlingsflügel oder das irisierende Weiss bei Fischen.

Der Tyndall-Effekt beruht auf der Streuung der Lichtstrahlen durch kleine Partikelchen (« trübes Medium »). Haben die Teilchen die Dimensionen der Wellenlänge des blauen Lichtes, und befindet sich das streuende Medium vor einem dunklen Hintergrund, der alle nicht zerstreuten Lichtstrahlen absorbiert, so entsteht blaue Farbe (Blau der Augen, des Mandrills, der meisten Vogelfedern). Mit gelbem Pigment kombiniert ergibt Tyndall-Blau grüne Farbe; dies kommt wiederum vor allem bei Vögeln vor.

Opakes Weiss — im Gegensatz zu transparentem Aussehen — ist immer ein Struktureffekt. Für die Erzeugung von Weiss kommen hauptsächlich diffuse Reflexion durch optisch inhomogene Medien und Interferenz in Frage.

Eine ausführliche Zusammenstellung der bis 1953 auf dem Gebiet der tierischen Strukturfarben erschienenen Literatur, sowie kurze physikalische Erklärungen der verschiedenen Effekte sind bei Fox (1953) zu finden.

Unter den Aeolidier-Arten, die neben *Trinchesia coerulea* untersucht wurden, sind Farbelemente von der Art der Gelb- und Weiss-Körner verbreitet. Sie kommen in den Farben weiss, crème, gelb und hellblau und in allen Abstufungen von mattem, kreidigem zu metallisch glänzendem Aussehen vor.

Unsere Darstellung beschränkt sich in diesem Abschnitt nicht auf *Trinchesia coerulea*, sondern es werden verschiedene andere Arten als Beispiele angeführt.

Irisierendes Weiss, Trinchesia foliata

Für das Studium der Pigmentkörner ist *Trinchesia foliata* eines der am besten geeigneten Objekte. Eine Beschreibung des Tiers ist auf Seite 560 zu finden. Hier wird die von den Weisskörnern hervorgerufene Wirkung der Reihe nach bei immer stärkerer Vergrösserung beschrieben.

1. Schwache Binokularvergrösserung (Abb. 12a).

Die Kolben sind zu einem grossen Teil hellbeige gefärbt; das « Pigment » bildet eine unregelmässige Zeichnung. Der Beige-Ton wird von der darunterliegenden dunkelbraunen Leber erzeugt; an der Spitze über dem transparenten Nesselsack ist die Farbe weiss, genauso wie auf dem Rücken. Am Pigment des Kolbens wie des Körpers fällt der stark irisierende Glanz auf.

2. 20-100-fache Vergrösserung (Abb. 11).

Das glänzende Weiss bzw. Beige wird in einzelne Punkte aufgelöst. Die meisten Körner haben ein matt-gelbliches Aussehen; dazwischen leuchten immer einzelne in verschiedenen Farben auf: kupferrot, grün, grünblau, goldgelb. Wird die Richtung des Lichteinfalls verändert, — durch Bewegung des Kolbens beim lebenden Tier oder durch Veränderung der Lampenstellung — so verschwinden diese Leuchtpunkte, d.h. sie werden indifferent mattgelb wie die umliegenden. Dafür treten andere leuchtende Farbpunkte auf.

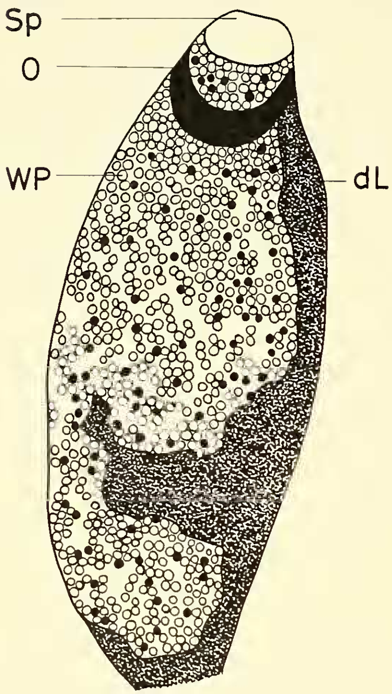


Abb. 11.

Trinchesia foliata, einzelner Kolben in Dorsalansicht.

WP Weisses Pigment
schwarze Punkte: die bei einer bestimmten Lampenstellung gleichzeitig aufleuchtenden Pigmentkörner.
helle Ringe: bei dieser Beleuchtung indifferente Körner.
Sp transparente Spitze.
dL dunkelbraune Leber.

3. 600-fache Vergrösserung (Abb. 12 b).

Bei dieser Vergrösserung ist es noch möglich, mit auffallendem Licht die einzelnen Pigmentkörner zu sehen. Die Farbe eines Korns im auffallenden Licht ist ungefähr komplementär zur Farbe, die dasselbe Korn im durchfallenden Licht hat. Es entsprechen sich blaugrün und weinrot, grünblau und gelb. Es sind immer nur einzelne Punkte eines Farbkorns, die im auffallenden Licht gleichzeitig aufleuchten, und im durchfallenden Licht hat kaum je das ganze Korn eine der oben genannten Farben, sondern nur Teile davon; der Rest ist ockergelb gefärbt.

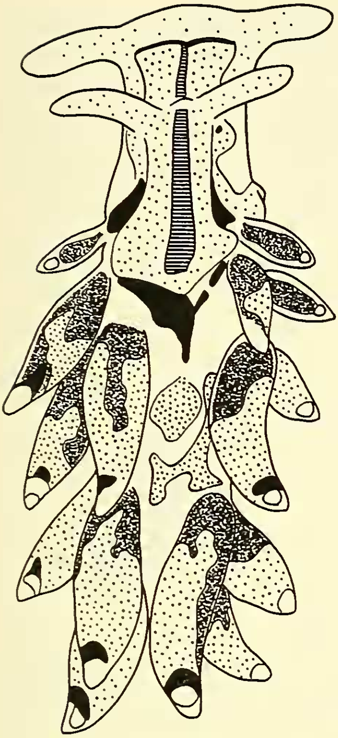
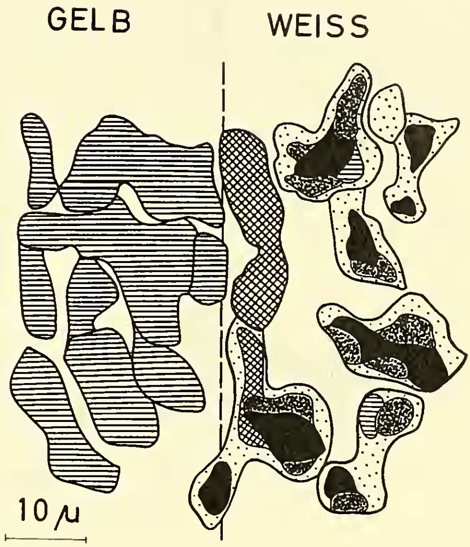


ABB. 12*a*. *Trinchesia foliata*, ganzes Tier, auf dem Rücken weiss-gelb-orangerote Zeichnung. Kolben: weisses Pigment, braune Leber, orangerote Ringe.

Farbenschlüssel:

locker punktiert	weiss
horizontal schraffiert	gelb
schwarz	orange
dicht punktiert	braun



b) Rückenhaut stark vergrössert:

Gelber Streifen und Weisspigment. Links lauter im durchfallenden Licht grünblaue Körner (= gelbe Farbe), rechts aus roten, blauen, gelben, grünen Teilchen zusammengesetzte Körner (= Weiss).

Farbenschlüssel:

schwarz	blau im durchfall. L.
dicht punktiert	rot
doppelt schraffiert	gelb
waagrecht schraffiert	grün
locker punktiert	indifferent.

4. Immersions-Vergrösserung (1000-1500x). (Abb. 13).

Die einzelnen « Körner » sind Vakuolen mit einer elastischen Wand, die viele ovale oder eckige Teilchen in mehr oder weniger dichter Anordnung enthalten. Die Grösse der Teilchen (längster DM) liegt um 1µ, kann aber auch weniger als 1µ oder 2-3µ betragen. Eine Vakuole enthält oft vorwiegend Teilchen einer Farbe, z.B. blaugrüne, manchmal aber auch grüne, blaugrüne und gelbe neben-

einander, sodass eine Mosaikstruktur entsteht. « Körner », die bei 600-facher Vergrösserung im durchfallenden Licht rot gefärbt waren, sind nicht gleich wie die blaugrünen aus roten Teilchen aufgebaut. Entweder erscheint das ganze Gebilde rot gefärbt, und es sind ganz winzige Körnchen darin zu erkennen, oder es sieht aus, als befinde sich die rote Farbe in den Zwischenräumen von ockergelben Teilchen normaler Grösse.

Durch leichten Druck auf das Deckglas werden die Vakuolen deformiert; verstärkter Druck bringt die Wände zum Platzen, sodass die Teilchen in Freiheit gesetzt werden. Sie erweisen sich als

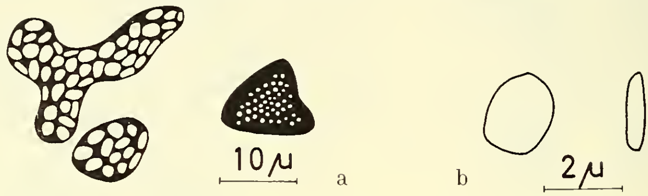


ABB. 13 *Trinchesia foliata*,
a) einzelne Farbkörner.
Links mit relativ grossen Teilchen (1—2 μ), rot im auffall. L., blaugrün im durchfall. L.
Rechts mit viel feinerer Struktur, blau im auffall. L., rötlich im durchfall. L.
b) Freigewordenes Teilchen („dünnes Plättchen").
Links Flächenansicht
Rechts Seitenansicht.

dünne Scheibchen von schätzungsweise 0,4-0,5μ Dicke (etwa die Hälfte eines Intervalls bei einer Skala von je 0,85μ). Sie sind so klein, dass sich auf sie die Brown'sche Molekularbewegung auswirkt: sie schwimmen mit ruckartigen Bewegungen umher. Bei Vakuolen, in denen die Teilchen sehr locker angeordnet sind, lässt sich schon am intakten Korn ein « Zittern » der einzelnen Partikelchen wahrnehmen.

Jetzt, wo die Teilchen frei herumschwimmen, zeigt sich, dass ihre Farbe je nach der Stellung wechselt. Ein Plättchen hat z.B. bei Kantenansicht eine rötliche, bei Flächenansicht blaugrüne Farbe; im Augenblick der Drehung erkennt man schichtenweise Uebergänge von rot über gelb zu grün. Derartige Beobachtungen können natürlich nur bei relativ grossen Teilchen gemacht werden (2μ lang, 1μ breit), wie sie bei *Trinchesia foliata* oft vorkommen

(Abb. 13). Bei vielen der kleineren Teilchen erkennt man keine Farbe mehr, wenn sie frei herumschwimmen.

Mattes Weiss im Gegensatz zu irisierendem Weiss

Facelinopsis marioni (Abb. 14).

Die Kolben von *Facelinopsis* haben eine äusserliche Aehnlichkeit mit denjenigen von *Trinchesia foliata*: auch hier ist die Vorder-

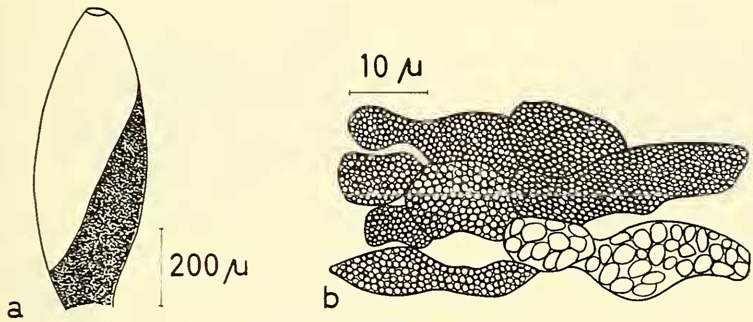


Abb. 14.
Facelinopsis marioni
a) Ganzer Kolben.
b) Weiss-Körner, dünne Plättchen von sehr verschiedener Grösse.

seite der Kolben bis fast zur Basis von weissem Pigment bedeckt. Die Weissfärbung ist aber so intensiv, dass die dunkelbraune Leber nicht durchschimmert, und es fehlt der metallische Glanz. Die Körner liegen sehr dicht nebeneinander. Die meisten sind aus Teilchen zusammengesetzt, die bedeutend kleiner sind als bei *Trinchesia foliata* (DM 0,85μ), und sie liegen ausserordentlich dicht beisammen in den Vakuolen. Dazwischen finden sich einzelne Vakuolen, die auffallend grosse Scheiben in lockerer Anordnung enthalten (DM 2-2,5μ). Weder die kleinen noch diese grossen Plättchen haben aber im durchfallenden Licht je eine andere Farbe als ein helles Gelbgrün.

Trinchesia coerulea (Abb. 15c, d).

Bei *Trinchesia coerulea* kommen beide Arten von Weiss-Struktur nebeneinander vor: mattes, glanzloses Weiss auf dem Rücken, irisierendes Weiss auf dem Kopf und auf der Schwanzspitze. Der Unterschied zwischen beiden Regionen besteht darin,

dass in den Körnern der glänzenden Hautstellen die Teilchen etwas grösser und vor allem lockerer angeordnet sind als bei den matt-weissen Körnern, und dass sie verschiedene Farben aufweisen, im Gegensatz zu den einheitlich gelbbraunen oder farblosen Plättchen der nicht irisierenden Körner.

Erzeugung bestimmter Farben

Ausser Weiss kommen Gelb und Blau als Farben der „Körnerpigmente" vor[1].

Bei einer Farbvariante von *Trinchesia foliata* ist das Pigment auf den Kolben nicht weiss, bzw. hellbeige, sondern hellblau. Hier überwiegt der Anteil der schon beschriebenen Körner, die im durchfallenden Licht rötlich sind und eine sehr feine Körnchen-Struktur besitzen. Aehnlich gebaut sind die Blaukörner von *Facelina drummondi* und *Berghia coerulescens*, die einen hellblauen Schimmer erzeugen (Abb. 46). Die Blauvakuolen von *Trinchesia coerulea* dagegen sind dunkler blau und haben eine andere Struktur (siehe p. 499).

Die gelben Körner von *Trinchesia coerulea* (Abb. 15a, b) haben im durchfallenden Licht hauptsächlich ockergelbe Farbe; der zentrale Teil ist oft blaugrün oder grünblau, gelegentlich rötlich. Stark grünblaue Körner fallen im reflektierten Licht als kupferrote Punkte auf, die blaugrünen sind goldgelb. Vereinzelt kommen auch im Gelbbereich rötliche Elemente vor, die im auffallenden Licht blaugrün erscheinen.

Abwechselnde Betrachtung desselben Hautstücks im durchfallenden und auffallenden Licht zeigt, dass auch hier jeweils nur einzelne Stellen aufleuchten, und zwar ist es, wenn man die Lampenstellung verändert, immer der zunächst bei der Lampe gelegene Randbezirk, der goldgelb glänzt, während der Rest matt gelb ist. Die dünnen Plättchen sind oft so klein und liegen so dicht in den Vakuolen, dass sie am unbeschädigten Korn schwer einzeln zu erkennen sind. Durch Druck auf das Deckglas können aber wie bei *Trinchesia foliata* und *Facelinopsis* die einzelnen Scheibchen in Freiheit gesetzt werden. Ihre Länge schwankt zwischen 0,75 und

[1] Ausdrücke wie « weisse Farbe », « Körnerpigment » (für diese Strukturfarben) sind zwar nicht korrekt, werden aber hier trotzdem an Stelle umständlicher Umschreibungen verwendet, so gut wie die Bezeichnung « Leber » für die Mitteldarmdrüse.

1,25µ, die Dicke beträgt weniger als 1µ; meist ist keine Farbe mehr zu erkennen.

Besonders aufschlussreich ist die Zeichnung auf dem Rücken von *Trinchesia foliata* (Abb. 12): ein gelber Streifen auf weissem Grund ermöglicht den unmittelbaren Vergleich von Gelb- und

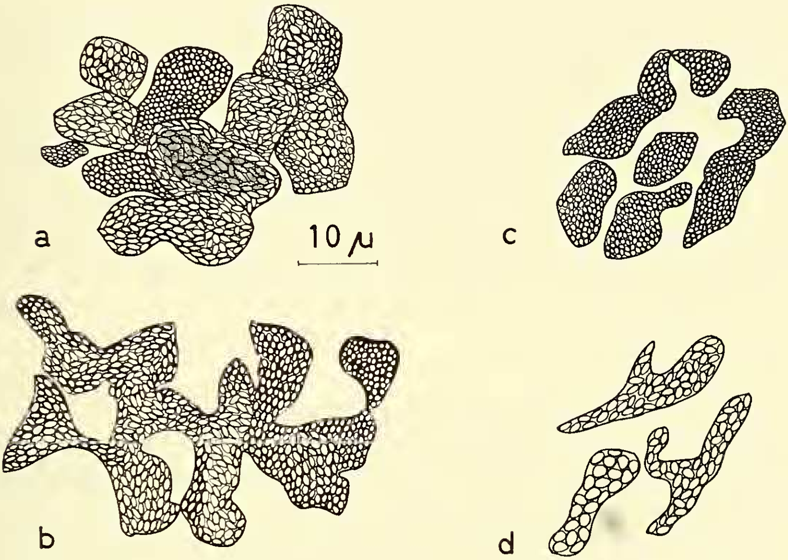


Abb. 15.
Trinchesia coerulea, Interferenz-Körner
a) Oberer gelber Ring. *c)* Weiss matt.
b) Unterer gelber Ring. *d)* Weiss irisierend.

Weiss-Struktur. Die weisse Hautpartie hat, bei schwacher Vergrösserung im Mikroskop betrachtet, einen violetten Farbton, der durch die Mischung roter und blauer Farbkörner zustandekommt. Die gelbe Linie, die median verläuft, fällt jetzt als bläulich-grüner Streifen auf. Die weiss-erzeugenden Körner sind also aus verschiedenfarbigen, roten, blauen, gelben Plättchen zusammengesetzt, die gelben aus lauter gleichfarbigen, nämlich blaugrünen. Sobald die Plättchen aus dem Verband der Körner herausgelöst werden, gehen die typischen Farbunterschiede verloren.

Versuch einer physikalischen Erklärung

Auf Grund der oben beschriebenen Beobachtungen darf man annehmen, dass beim Zustandekommen der verschiedenen Farbeffekte Interferenzerscheinungen beteiligt sind. Dafür sprechen die folgenden Tatsachen:

1. Die „Körner" sind aus dünnen Plättchen aufgebaut, deren Dicke weniger als ein μ beträgt, sich also in der Grössenordnung der Wellenlänge des Lichtes bewegt.
2. Die Farben eines Teilchens im durchfallenden und auffallenden Licht sind ungefähr komplementär.
3. Die Farbe bzw. der Metallgalanz des ganzen Korns im auffallenden Licht und die Farbe der einzelnen Teilchen im durchfallenden Licht ändern mit dem Einfallswinkel des Lichtes (bzw. der Stellung des Teilchens).

Mattes und irisierendes Weiss

Bei gewissen Schmetterlingen (*Pieridae)* wurden alle Uebergänge von mattem, kreidigem bis zu stark irisierendem Weiss gefunden (Mason, 1926-27). Verantwortlich für diese verschiedenen Weiss-Effekte sind nach Mason nicht in erster Linie die Pterine und Purine, die in den Flügeln abgelagert sind, sondern die Struktur der Schuppen. Mattes Weiss ohne Glanzpunkte wird von Schuppen erzeugt, die eine unregelmässige Oberfläche haben. Durch mikroskopisch feine Längs- und Querrippen wird das Licht nach allen Seiten reflektiert.

Der irisierende Glanz anderer Schmetterlingsflügel ist die Folge von Interferenzerscheinungen. Die übereinandergelagerten Schuppen wirken als dünne Plättchen. Da sie eine viel glattere Oberfläche mit weniger Erhebungen aufweisen, ist der unregelmässige Streuungseffekt vermindert, und die irisierende Wirkung des Interferenzphänomens kommt zur Geltung.

Es ist denkbar, dass auch das Weiss bei Aeolidiern eine kombinierte Wirkung von Interferenz und diffuser Reflexion darstellt. Bei den sehr dicht gepackten kleinen Teilchen der glanzlosen Stellen etwa der Körperhaut von *Trinchesia coerulea* überwiegt die diffuse Reflexion, während bei den etwas grösseren, locker ange-

ordneten Plättchen auf Kopf und Schwanz Interferenzphänomene auftreten und irisierenden Glanz erzeugen können. Damit ist allerdings nicht erklärt, weshalb die sehr grossen Teilchen, die bei *Facelinopsis* vereinzelt zwischen den gewöhnlichen Körnern vorkommen, nicht auch gefärbt erscheinen und Metallglanz erzeugen.

Erzeugung bestimmter Farben.

Wie die Untersuchung des gelben Streifens bei *Trinchesia foliata* zeigt, bleibt ein bestimmter Farbeffekt nur solange bestehen, als die kleinen Teilchen in den Vakuolen eingeschlossen sind. Die freigewordenen Teilchen sehen gleich aus, ob sie aus weissen oder gelben Hautstellen stammen. Demnach ist die Anordnung der Plättchen in den „Körnern" oder Vakuolen ausschlaggebend für die Farbe des betreffenden Korns. Ob noch andere Faktoren die Farbe mitbestimmen, und welche, kann nicht entschieden werden, da unsere Messmethoden zu wenig genau waren (Dicke der Plättchen!). Auch für das andersartige Aussehen der Blaukörner konnte keine Erklärung gefunden werden.

Blau bei Trinchesia coerulea (Abb. 16)

Da die Vakuolen, die bei *Trinchesia coerulea* blaue Farbe erzeugen, eine andere Struktur haben als die eben beschriebenen „Interferenzkörner", sollen sie hier getrennt betrachtet werden.

Aehnlich wie bei den Gelbkörnern leuchten immer nur einzelne strich- und punktförmige Stellen einer Blau-Vakuole auf, nie das ganze Gebilde auf einmal. Es sind zumeist die Randzonen, die durch Glanz auffallen, und die glänzenden Streifen wechseln mit der Stellung der Lampe zum Objekt (oder bei Kontraktionen des noch lebenden Gewebes). Bei Betrachtung im durchfallenden Licht kann man mit Immersionsvergrösserung an den Vakuolen eine helle, durchsichtige Randzone und eine ganz fein strukturierte innere Zone unterscheiden. Der zentrale Teil ist oft rötlich gefärbt; gegen den Rand zu geht die Farbe in Ockergelb über. Die Vakuolen müssen eine elastische Wand haben, denn sie lassen sich durch Druck auf das Deckglas in der Form verändern, ohne zunächst zerstört zu werden. Erst erhöhter Druck oder die Einwirkung von Chemikalien (z.B. HCl 0,1*n*) verändern die Struktur der Vakuolen soweit, dass sie nicht mehr blau erscheinen.

Der blaue Streifen auf den Kolben von *Trinchesia* ist ultramarinblau, und die meisten Einzelelemente haben tatsächlich diese Farbe. Einige davon aber sind im auffallenden Licht grünblau. Diese Teile sind es, die im durchfallenden Licht am meisten Rot enthalten. Nach der Beschreibung, die eben für die Blauvakuolen

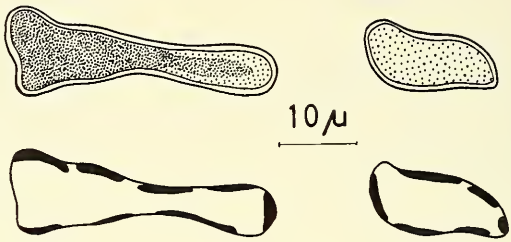


Abb. 16.
Trinchesia coerulea, Blau-Elemente.
Oben: durchfallendes Licht, dicht punktiert = rötlich.
locker punktiert = ocker.
Unten: auffallendes Licht, schwarz = blau leuchtende Stellen.

gegeben worden ist, lässt sich nicht mit Sicherheit entscheiden, welcher der anfangs angeführten physikalischen Effekte — Interferenz oder Tyndall-Effekt oder überhaupt ein anderes Phänomen — für die Blauwirkung verantwortlich ist. Die „feinste Struktur", die in den Blauvakuolen gerade noch zu erkennen ist, könnte von kleinsten Teilchen herrühren, die nach der Art eines Tyndall-Mediums die blauen Lichtstrahlen zerstreuen. Die Tatsache aber, dass im auffallenden Licht nur einzelne Stellen der Vakuolen streifenweise und vorwiegend am Rand blau aufleuchten — und zwar mit Metallglanz — und dass diese Glanzstellen vom Lichteinfall abhängig sind, deutet eher auf eine Interferenzerscheinung hin. Vielleicht ist es die bei starker Vergrösserung sichtbare farblose Wand der Vakuolen, die als dünne Schicht wirkt. Für Interferenz sprechen auch die vergleichenden Beobachtungen an Blauelementen im durchfallenden und auffallendem Licht:

1. Dem gewöhnlichen Blau entspricht das Ockergelb, dem Grünblau die rötliche Farbe, also jedesmal Komplementärfarben.

2. Der deutliche Metallglanz des Blaus, das Aufleuchten einzelner Punkte beim Bewegen des Kolbens lässt sich eher verstehen, wenn

man die blaue Farbe als Interferenzphänomen deutet. Bei Tyndall-Blau hat der Einfallswinkel des Lichtes — solange es reflektiert wird — auf das Aussehen der Farbe keinen Einfluss, und es treten keine Glanzeffekte auf.

2. *Löslichkeit der Pigmente*

Die Pigmente sind trotz grosser Farbintensität in so geringen Mengen vorhanden und die Trinchesien nach biochemischem Masstab doch so seltene Tiere, dass die chemische Identifizierung auch nur eines einzigen Pigmentes im Rahmen dieser Untersuchung zu viel Zeit beansprucht hätte. Deshalb beschränkte ich mich darauf, die Löslichkeit der einzelnen Farbstoffe zu untersuchen. Dies geschah nach folgenden Methoden:

1. Direkte Beobachtung eines Frischpräparates unter dem Mikroskop. Das betreffende Lösungsmittel — in erster Linie Wasser und verdünnte Säuren, ferner Chloroform sowie die Fixierungsflüssigkeit Bouin — diente als Einschlussmittel und wurde nach Bedarf mit Hilfe einer Pipette und eines Filtrierpapierstreifens erneuert.

2. In einem geschlossenen Röhrchen. Vor allem für rasch verdunstende Flüssigkeiten (Aceton, Petroläther) geeignet. Wegen der starken Schrumpfung können aber nach der Behandlung keine Einzelheiten der Gewebe mehr beobachtet werden.

3. Das zu prüfende Gewebe wurde auf einen Filtrierpapierstreifen gebracht, leicht zerdrückt, der Streifen getrocknet und dann in die betreffende Lösung gebracht. Beobachtung des Resultates unter dem Binokular. Als Uebersichtstest für beide Lösungsmittelgruppen geeignet.

Diese Versuche ergaben folgende Resultate (Tabelle auf p. 502):

1. Die diffus in den Zellen gelösten — oder gelegentlich als Tropfen vorliegenden — Pigmente, das Orange der Kolben, das Goldgelb der Rhinophoren und Palpen, das Orangerot der Samenampulle, sowie das orangerote Pigment von *Trinchesia foliata* sind fettlöslich, in Wasser und verdünnten Säuren unlöslich.

2. Die Körnerpigmente — Gelb der Kolben und Fühler, Weiss des Körpers, sowie alle im Abschnitt *Strukturfarben* beschriebenen Körner anderer Arten — sind in verdünnten Säuren löslich, in Wasser und organischen Lösungsmitteln dagegen nicht.

Verhalten der Farbstoffe in verschiednen Lösungs- und Fixiermitteln.

Farbstoff	Farbstoff liegt vor als ...	Löslichkeit: Organische Lösungsmittel	Löslichkeit: Wässrige Lösungsmittel HCl 0,1n	Löslichkeit: HCl 0,01n	Resultat der Fixierung: Bouin	Resultat der Fixierung: Helly	Resultat der Fixierung: Carnoy	Resultat der Fixierung: Formol	Resultat der Fixierung: Osmium
Kolben-Haut									
Orange	diffus gelöst oder Tropfen	+++	---	---	O	O	O	× anfangs O später	O
Gelb	„Interferenz-körner"	---	+++ nach 30′	+++ nach einigen Std.	O	×	×	teilweise ×	×
Leber									
Dunkelgrün	in Vakuolen gelöst		+++ nach 15-30′	+++ nach 1 ½ h.	Vakuolen als „Körner" erhalten, Farbe verändert				
Olivgrün	in Verdauungszellen	zu variabel, daher nicht untersucht			Struktur und Farbe verändert				
Rhinophoren und Palpen									
Goldgelb	wie Orange der Kolben	+++	---	---	O	O	O	× anfangs	O
Hellgelb	Körner	---	+++ nach 30′		O	×	×	teilweise ×	×
Körper									
Weiss	Körner	---	+++ nach 3 h.		O	×	×	teilweise ×	×

Zeichenerklärung: +++ aufgelöst ——— nicht aufgelöst × bleibt bei Fixierung erhalten O verschwindet bei Fixierung

3. Die Pigmente der Leber werden von allen geprüften Flüssigkeiten ausser Wasser mehr oder weniger stark verändert; doch nur die Wirkung von 0,1*n* HCl auf das Dunkelgrün der Vakuolenzellen von *T. coerulea* war eine eindeutige: die Farbe war nach 30 Minuten vollständig verschwunden.

Nicht alle Pigmente werden gleich rasch aufgelöst, und nicht alle Lösungsmittel wirken gleich rasch. Da die Versuche nur zu einer ersten Orientierung über die Eigenschaften der Pigmente führen sollten, wurde die Zeit nur insofern berücksichtigt, als festgestellt wurde, ob sich ein Pigment sofort — innerhalb weniger Minuten — oder erst nach längstens vier Stunden auflöste.

In der Tabelle sind auch die Resultate der wichtigsten Fixierungen in bezug auf die Farbstoffe angegeben. Sie stimmen mit den bei den Löslichkeitsversuchen gemachten Erfahrungen überein: Von sauren Fixiermitteln (Bouin) werden die säurelöslichen gelben und weissen Pigmentkörner herausgelöst, während sie in Helly, Carnoy, gepufferter Osmiumlösung, Formol erhalten bleiben. Das fettlösliche Orangepigment wird zwar von Bouin und Helly nicht unbedingt angegriffen, wohl aber durch die nachfolgende ausgedehnte Alkoholbehandlung restlos entfernt. In Carnoy-Lösung (Chloroform-Alkohol-Gemisch!) verschwindet es augenblicklich, wogegen der geringe Essigsäuregehalt dieser Lösung die gelben Körner nicht auflöst. Formol löst weder Orange noch Gelb auf; trotzdem können die Tiere auch darin nicht in ihren natürlichen Farben aufbewahrt werden, sondern sie bleichen sehr rasch aus. Die fettlöslichen Pigmente der *Trinchesia* — namentlich also das Orange der Kolben — können folglich nur am lebenden Gewebe und allenfalls in frischen Gefrierschnitten (Formolfixierung, Gelatineeinbettung) überhaupt histologisch untersucht werden. Die säurelöslichen Pigmentkörner bleiben zwar bei einer Reihe von Fixierungsmethoden erhalten, jedoch mit veränderter Struktur. Da bei den meisten der üblichen Färbungen saure Lösungen verwendet werden, sind die Schnitte am besten ungefärbt zu betrachten.

2. Anatomie und Histologie

Mit dem Uebergang vom frischen zum fixierten Material betritt man ein Gebiet, das im Gegensatz zur Morphologie des lebenden Tieres schon vielfach bearbeitet worden ist. Ein Ueberblick über

die wichtigeren Arbeiten, welche die Cerata der Aeolidier zum Thema haben, und ihre Problemstellungen wurde in der Einleitung gegeben. Die Einzelheiten, die in unserm Zusammenhang von Interesse sind, sollen an gegebener Stelle im Text angeführt und diskutiert werden.

a) *Anatomie*

Zuerst werden die allgemeinen Lagebeziehungen der Organ im Körper und in den Kolben beschrieben. Ausgehend vom Anblick der lebenden Schnecke kann man sich am besten am Pericard orientieren, das die Reihen der Cerata in eine vordere und eine hintere Gruppe aufteilt und das Zentrum für die Anlage und Differenzierung der Kolben darstellt. Etwas weiter rostral und ventral vom Pericard liegt der Magen, der gelegentlich dunkelgrün durchscheint. Dieser hat bei den Nudibranchiern kaum je die Funktion einer Verdauungsdrüse, sondern vielmehr die einer Umschaltstation mit im Ganzen fünf zu- oder abführenden Gängen. Muskelkontraktionen und Wimpermechanismen sorgen dafür, dass die Nahrung, die durch den Oesophag ins Magenlumen gelangt, in die drei Lebergänge getrieben wird (Graham 1938). Bei manchen Arten — nicht aber bei *Trinchesia* — sind die Lebergänge im Körper blosse Verbindungskanäle, durch welche die Nahrung in den Kolben transportiert wird. Bei *Trinchesia* bestehen auch die Lebergänge im Körper zum grössten Teil aus Drüsenepithel und sind damit gleichfalls zur Verdauung fähig. Was an unverdaulichen Resten aus der Leber in den Magen zurückkommt, wird wiederum durch die Tätigkeit von Muskeln und Wimpern in den sehr kurzen Enddarm geleitet. Dieser mündet bei *Trinchesia* auf der rechten Seite unmittelbar vor dem Kolben IV*a* und ist wie der Magen je nach seinem Füllungszustand manchmal von aussen sichtbar als schwarzes Rohr.

In der Versorgung der Kolben durch die drei vom Magen abgehenden Leberäste kommt die schon äusserlich feststellbare Trennung in eine vordere und eine hintere Kolbengruppe noch verstärkt zum Ausdruck: zu den Reihen I, II und III führen die beiden vordern Gänge; rechte und linke Seite werden also hier getrennt versorgt, während der median abgehende hintere Ast Verzweigungen zu allen Kolben caudal vom Pericard abgibt (Abb. 17).

Genau entsprechend verhält es sich mit der Zuteilung der Kolben zu den Haupt-Blutgefässen. In die Vorkammer münden drei dorsal verlaufende Venen, von denen die eine aus dem Schwanz, die beiden andern aus der Kopfregion herkommen. Die rechte und linke Hälfte der drei ersten Kolbenreihen haben je Anschluss an eine der vordern Venen, und das Blut aus der gesamten hintern Kolbengruppe fliesst durch kurze Seitenzweige in die eine unpaare Vene.

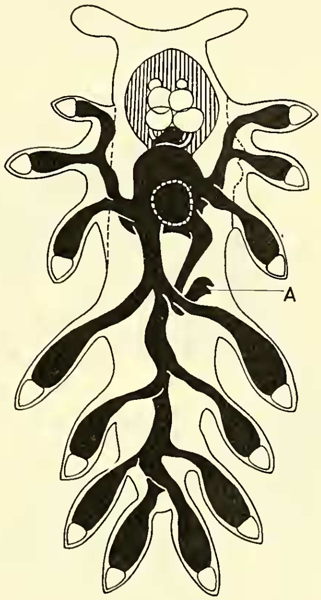


Abb. 17.

Magen-Darmkanal und Verzweigung der Mitteldarmdrüse (Rekonstruktion). Pharynx schraffiert.

Oesophag, Magen, Enddarm und Mitteldarmdrüse schwarz.
Nesselsäcke und Zentralnervensystem weiss.
Magenblindsack weiss gestrichelt.
A After.

Der Kreislauf ist zur Hauptsache offen; nur die Herzteile und die kurze Aorta besitzen ringsum eine eigene Wand. Die Vorkammer-Wand legt sich im caudalen Teil dicht an die mehrschichtige Lage von Bindegewebefasern an, von der Organe wie Leber, Niere etc. überzogen werden, und die weiter vorn die ventrale Begrenzung des Pericards bildet. Die grosse hintere Vene ist also nicht ein selbständiges Blutgefäss, sondern ein Hohlraum, der zwischen den verschiedenen Organen ausgespart ist und teils durch deren Bindegewebeüberzug, teils durch die Muskelschicht des Integuments und nur an besondern Stellen (z.B. im Schwanz) durch eine vom allgemeinen Bindegewebe des Körpers unterscheidbare endothelartige Schicht begrenzt wird. Dasselbe gilt für die beiden vordern Venen, soweit sie ausserhalb des Pericards liegen.

Auch die Bluträume in den Kolben sind blosse Lücken zwischen den Geweben ohne eigene Begrenzung, wogegen an der Ansatzstelle eines Kolbens deutlich die Umrisse von zwei voneinander getrennten Lakunensystemen zu erkennen sind: das eine sammelt

offenbar das Blut aus der Leibeshöhle; es tritt seitlich in den Kolben über. Das zweite ist die bereits angeführte Abzweigung der Hauptvene, die das Blut aus dem Kolben — wo ein einziger durchgehender Hohlraum vorliegt — in die grosse Rückenvene zurückbringt (Abb. 18).

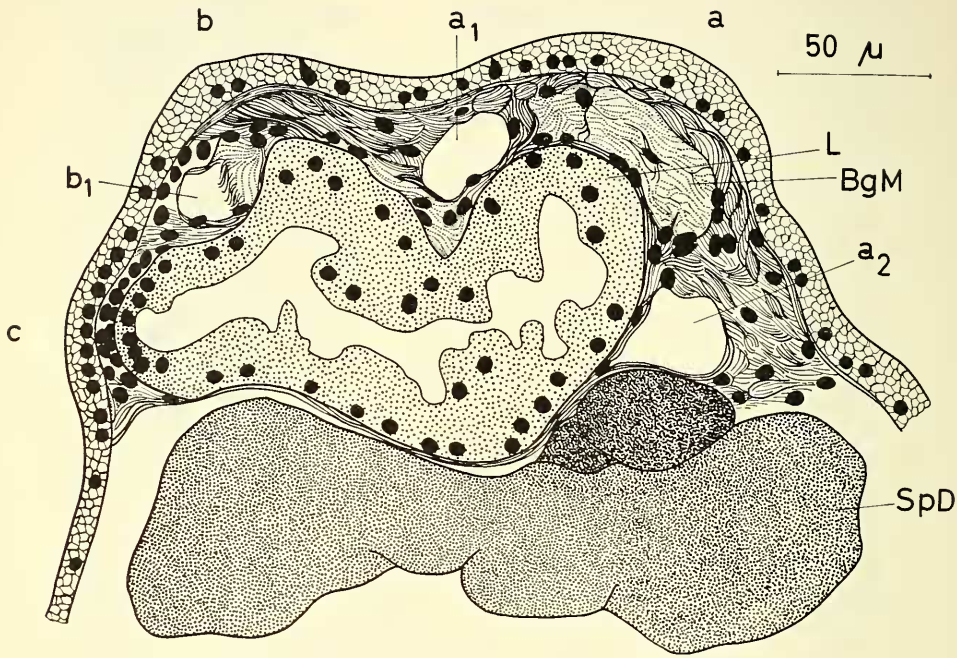


ABB. 18.

Querschnitt durch die Basis einer Kolbengruppe, tangential zur Körperfläche. Bouin/Azan.

a, *b*, *c* Kolbenbezeichnungen (*c* = Anlage).
a_1 zuführendes Blutgefäss von *a*.
a_2 wegführendes ,, ,, *a*.
b_1 zuführendes ,, ,, *b*.
BgM Bindegewebe und Muskulatur.

Der gesamte Blutkreislauf dürfte demnach folgendermassen funktionieren: Durch den kurzen arteriellen Fortsatz der Herzkammer wird das Blut in den Körper gepumpt, wo es alle Hohlräume zwischen den Organen ausfüllt. Die Venen sammeln das Blut im Körper und führen es wieder dem Herzen (Vorkammer-Herzkammer) zu, und zwar geschieht dies entweder direkt vom

Kopf bzw. Schwanz durch einen der drei Hauptäste oder auf dem Umweg über einen Kolben: in diesem Fall nimmt das kleinere, an der Basis eines jeden Kolbens auftretende Gefäss das Blut aus dem Körper auf und führt es in den Kolbenhohlraum; von dort fliesst das Blut durch das zweite Gefäss in den Hauptstamm und damit zum Herzen zurück.

Die symmetrische Verzweigungsart der beiden eben beschriebenen Organe verdient besondere Beachtung, weil sowohl das Darm- wie das Blutgefäss-System bei ursprünglichen Gastropodentypen asymmetrisch angelegt sind. In den zentralen Teilen — Magen, Leber- und Venenmündungen sowie im Verlauf des Enddarms — kommt diese Asymmetrie noch zum Ausdruck; die peripheren Teile dagegen sind entsprechend der symmetrischen Verteilung der Körperanhänge weitgehend symmetrisch ausgebildet.

Das Organsystem, bei dem die ursprüngliche Asymmetrie noch am deutlichsten in Erscheinung tritt, die männlichen und weiblichen Geschlechtsorgane, ist bei den Aeolidiern auf den Körper beschränkt und am Aufbau der Kolben nicht beteiligt — dies im Gegensatz zu manchen Saccoglossen-Formen, deren Kolben neben dem Leberschlauch Ausläufer der Eiweissdrüse enthalten (*Placida dendritica, Ercolania Trinchesi*).

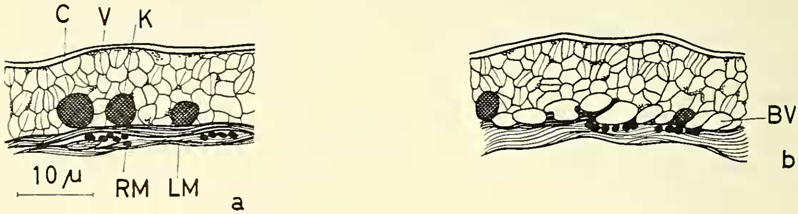
b) *Histologie*

Davenport (1893) und Krembzov (1902) stellen den Kolben dar als ein Organ, das aus Ectoderm (Epidermis), Entoderm (zentraler Leberblindschlauch und Nesselsack) und Mesoderm besteht. Der Mesoderm-Anteil liefert Muskulatur und Bindegewebe und gliedert sich in eine äussere, der Epidermis anliegende und eine innere Schicht, die Leber und Nesselsack überzieht. Dazwischen befinden sich Bluträume und besondere Zellen, die verschieden gedeutet wurden. Die Epidermis einerseits, die Leber und der Nesselsack anderseits sind histologisch klar abgrenzbare Gewebe; alle Elemente, die den Raum zwischen diesen beiden ersten ausfüllen und teils mesodermalen, teils ectodermalen Ursprungs sind (Nerven), werden hier unter dem Begriff *Zwischengewebe* zusammengefasst. Die drei Zonen sollen in der eben angegebenen Reihenfolge getrennt betrachtet werden.

(1) Epidermis (Abb. 19-22).

Kolben.

Die Epidermis ist ein einschichtiges Epithel, das zur Hauptsache aus in der Aufsicht polygonalen, im Schnitt rechteckigen Zellen besteht. Der Kern liegt basal, das Plasma ist regelmässig vakuolisiert. Henneguy (1925) und Graham (1938) haben darauf hingewiesen, dass diese Vakuolen eine eigentümliche Struktur be-



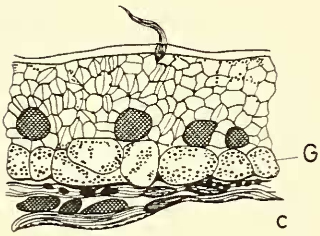


Abb. 19.

Epidermis des Kolbens. Gepufferte Osmiumlösung/Hämalaun.

a) Nicht pigmentierte Stelle (Basis).
b) Blau-Zone.
c) Oberer gelber Ring.

sitzen. Bei geeigneter Fixierung und Färbung erkennt man in der Mitte jeder Vakuole eine feine Trennungslinie, welche diese der Länge nach in zwei Hälften teilt. Nicht nur die Epidermis, sondern auch das Epithel des Magens und der Lebergänge im Körper (bei *Aeolidina*) sowie die Nesselsackzellen bestehen nach Graham aus derartigen Vakuolenzellen. Was die Bedeutung dieser Doppelvakuolen ist, steht noch nicht fest. Henneguy deutete die Trennungslinie als Ueberrest eines in der Vakuole drin liegenden Bläschens, das bei der Fixierung collabiert sein müsse. Er nahm an, dass diese Vakuolisierung den Zellen besonders grosse Turgeszenz und damit Elastizität und Widerstandsfähigkeit gegenüber Berührung mit festen Körpern verleihe. Nach Graham handelt es sich bei den Zwischenwänden der Vakuolen nicht um Fixierungsprodukte, denn er konnte die gleiche Struktur in lebenden Zellen nachweisen. Er lehnt deshalb Henneguys Erklärung ab mit dem

Hinweis, die Beanspruchung der betreffenden Epithelzellen sei gar nicht so gross. Hingegen versucht er, die Tatsache, dass diese Art von Vakuolenzellen nur bei Aeolidiern vorkommt, und zwar ausschliesslich bei solchen, die Coelenteraten fressen, mit der Ernährungsweise dieser Schnecken und ihrer Immunität gegenüber den Nesselzellen in Zusammenhang zu bringen — allerdings ohne im einzelnen zu erklären, welche Rolle die Epithelzellen der Haut und des Magens mit ihrer besondern Struktur bei einem eventuellen Abwehrmechanismus spielen könnten.

Die eben beschriebene Vakuolenstruktur ist in unserm Material bei *Trinchesia coerulea* besonders in osmiumfixierten Präparaten (Färbung: Heidenhain-Hämatoxylin) deutlich (Abb. 19). Die Beobachtungen der lebenden Zellen sind aber nicht eindeutig. Die Vakuolen erscheinen entweder ganz leer (Abb. 9), oder sie zeigen eine konzentrische Aufteilung in eine Rand- und eine zentrale Zone, was eher mit den Angaben Henneguys übereinstimmt. Im Bereich der Orangefärbung ist es der zentrale Teil, der allein den Farbstoff enthält. Nur bei *Facelina*- Arten konnte ich die von Graham beschriebene Vakuolenstruktur auch am lebenden Gewebe beobachten.

Die Epidermis ist aussen von einer 1-2μ dicken *cuticula*artigen Schicht überzogen, in der sich auch mit stärkster Vergrösserung weder im lebenden noch im fixierten Gewebe eine Struktur erkennen lässt, die auch von der Färbung durch das Orangepigment nicht berührt wird. Krembzov vermutet, dass es sich um eine durch Drüsenzellen abgesonderte Schleimschicht handelt. Dies ist jedoch nicht wahrscheinlich, da die Schicht bei Azanfärbung nicht blau ist wie der Inhalt der Schleimzellen, sondern sozusagen farblos.

Die basale Begrenzung des einschichtigen Epithels bildet eine dünne Bindegewebeschicht, an die zirkulär und längs verlaufende Muskelfasern anschliessen.

Zwischen den gewöhnlichen Epithelzellen findet man Drüsenzellen von flaschenförmiger Gestalt (Abb. 20). Ihrem Inhalt nach lassen sich zwei Sorten unterscheiden: erstens solche, deren Sekret sich mit Hämalaun violettrot, mit Azan blau, bei Osmiumfixierung (gefärbt und ungefärbt) schwarz, bei der PAS-Reaktion stark rot färbt und meist homogen, gelegentlich auch in einzelnen Tropfen vorliegt. Dies sind Schleimzellen. Sie sind im Gebiet der

Kolbenspitze besonders zahlreich. Die zweite Art von Zellen enthält eine grosse Vakuole, die mit Körnchen gefüllt ist (Azan rot, Hämalaun gelbbraun, Osmium schwarz oder gelb). Diese Zellen sind gleichmässig auf den ganzen Kolben verteilt, sind aber seltener als die Schleimzellen.

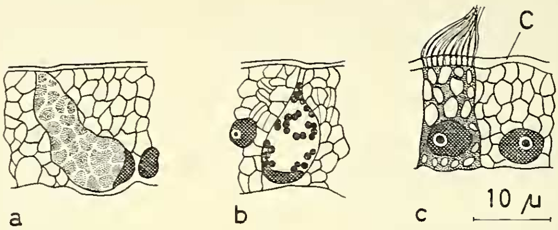


Abb. 20.

Besonders differenzierte Epidermiszellen.

a) Schleimdrüsenzelle, Bouin/Azan.
b) Drüsenzelle mit körnigem Inhalt, Bouin/Azan.
c) Wimperzelle, Bouin/Chromalaun-Hämatoxylin.

Als besondere Differenzierungen der Haut sind ausserdem die Wimpern zu nennen. Dabei muss man unterscheiden zwischen kurzen (3-4μ). steifen. eher wie Stacheln anmutenden Bildungen, die einzeln stehen. sehr unregelmässig sind in ihrem Auftreten und nur am lebenden Material beobachtet wurden, und anderseits eigentlichen Wimperbüscheln. Während die kurzen Fortsätze Bildungen der obersten Epidermisschicht zu sein scheinen, lassen sich die langen Wimpern durch die äusserste strukturlose Schicht hindurch weiterverfolgen. Im mittleren und basalen Teil des Kolbens sind es gewöhnliche Epithelzellen, die ein Wimperbüschel tragen (Abb. 20c). Sie unterscheiden sich von den benachbarten wimperlosen Zellen höchstens dadurch, dass das Plasma etwas dichter ist. Die Wimpern der Kolbenspitze hingegen sind nicht Bildungen der Epithelzellen, sondern stellen Fortsätze der basal von der Epidermis verlaufenden Längsmuskelfasern dar (Abb. 25). Mit unsern Mitteln ist nicht festzustellen, in welcher Weise Muskelfasern und Wimpern miteinander verbunden sind.

Wimperbildungen von Epithelzellen wurden schon vielfach beschrieben (Hoffmann 1939). Eine Abbildung Henneguys (1925) von Wimperzellen der Rhinophoren von *Janolus cristatus* entspricht im wesentlichen den bei *Trinchesia* gefundenen Verhält-

nissen. Dagegen sind über die besondern Wimperstrukturen — wie überhaupt über die Histologie der äussersten Kolbenspitze — in der Literatur keine Angaben zu finden.

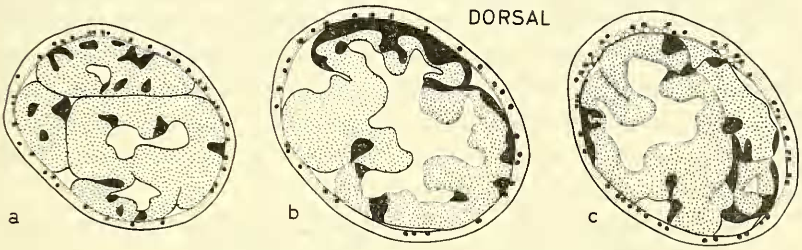


Abb. 21.
Querschnitte durch verschiedene Zonen eines Kolbens.
Bouin/Azan.

a) Basis: Epidermis unpigmentiert, dunkle Körner gleichmässig verteilt.
b) Blaustelle: Vakuolen nicht sichtbar, dunkle Körner deutlich auf einer Seite gehäuft.
c) Oberer gelber Ring: Vakuolen der Gelbkörner sichtbar, Epidermis an dieser Stelle verdickt, dunkle Körner gleichmässig verteilt.

Die bis jetzt geschilderten Strukturen sind sowohl am lebenden als auch am fixierten Epithel mehr oder weniger gut sichtbar. Zwischen frischem und histologisch verarbeitetem Material bestehen folgende Unterschiede: Was einem am lebenden Kolben auffällt, sind die Büschel von langen Wimpern, die regelmässig schlagen, und vor allem die Pigmente bzw. farberzeugenden Strukturen Gelb, Blau, Orange. Die Drüsenzellen sind wohl an den Umrissen zu erkennen, treten aber nicht in Erscheinung, weil das Sekret farblos und homogen, manchmal ganz schwach strukturiert oder körnig ist. Bei den Schnitten sind die Verhältnisse gerade umgekehrt: jetzt sind es die Drüsenzellen, die durch ihre starke Färbbarkeit das Bild bestimmen, während von den Wimperbüscheln oft nur noch der basale Rest und von den Farben des lebenden Kolbens erst recht nichts mehr übrig ist.

Das Studium der Schnitte erlaubt trotzdem einen genaueren Vergleich der Zellstruktur zwischen pigmentierten und unpigmentierten Hautstellen. Das Epithel ist an den Stellen verdickt, die gelbe Körner enthalten. Die Zellen sind hier etwa 15μ hoch gegenüber 9-10μ in nicht-gelben Zonen. Die Körner sind — wie bereits erwähnt — im Basalteil der Zellen lokalisiert; die Kerne

liegen distal davon ungefähr auf derselben Höhe wie in den benachbarten pigmentfreien Zellen. Die Verdickung der Epidermis ist also die Folge einer Erweiterung des Basalteils der Zellen, der die gelben Körner umschliesst. Was von diesen gelben Körnern auf histologischen Präparaten zu sehen ist, hängt von der Behandlung ab, welche die Schnitte erfahren haben. Wenn keine Säure verwendet wurde (Carnoy, gepufferte Osmiumlösung [1] und keine Färbung, eventuell auch kurz Hämalaun), sind die Körner in allerdings stark geschrumpftem Zustand zu sehen (Abb. 19c); sonst bleiben nur runde Hohlräume übrig.

Die Blaustruktur geht bei der Fixierung auf alle Fälle verloren. Die Ueberreste der Blauelemente findet man als leere „Löcher" im Basalteil der Epidermiszellen, die nicht immer leicht zu erkennen sind, da sie offenbar zusammengedrückt werden. Diese Hohlräume sind etwas kleiner als diejenigen der gelben Körner und weniger zahlreich. Sie liegen oft neben, nicht proximal von den Kernen, und das Epithel ist hier kaum dicker als an den unpigmentierten Stellen (Abb. 19b).

Da die Zellgrenzen und Kerne im lebenden Gewebe nicht sichtbar sind, war es nicht möglich, die genauen Beziehungen zwischen den in der Aufsicht stark verzweigten Gelbkörnern und Blauelementen und den einzelnen Zellen klarzustellen; immerhin zeigen die Schnitte, dass auf eine Zelle mehrere der im Querschnitt runden Farbelemente entfallen. Auch am fixierten und gefärbten Epithel sind die Zellgrenzen vielfach schwer oder überhaupt nicht zu erkennen. Die Kerne sind ziemlich regelmässig über das Epithel verteilt. Die Spitzenregion enthält oft etwas mehr Kerne als die weiter basal liegenden Teile (die Zellen sind hier noch kleiner). Ein Zusammenhang zwischen Kerndichte und Pigmentablagerung oder Blaustruktur besteht nicht. Ebenso ist die Verteilung der Drüsen- und Wimperzellen unabhängig von den Pigmentstreifen: zwischen den gelben Körnern und Blauvakuolen münden genau so Drüsenzellen aus wie distal und proximal davon.

Es sind also die gewöhnlichen Epidermiszellen, die als Träger der Farbelemente der Haut auftreten. Im Zusammenhang mit dieser Rolle erfahren sie bestimmte Strukturumwandlungen.

---

[1] Nach Palade G. E. 1952, *J. Exp. Med.* 95: 285.

Körper (Abb. 22).

Die Epidermis des Körpers ist, wenn man von der besonders differenzierten Fussohle absieht, die hier nicht berücksichtigt wird, im wesentlichen gleich gebaut wie die eben beschriebene Kolbenhaut. Ihre Dicke ist etwas geringer als auf den Kolben; namentlich über dem Pericard ist das Epithel oft stark gestreckt. Sehr viel mächtiger ist dagegen die Bindegewebe- und vor allem die Muskelschicht ausgebildet. Jene Stellen, die am lebenden Tier wegen

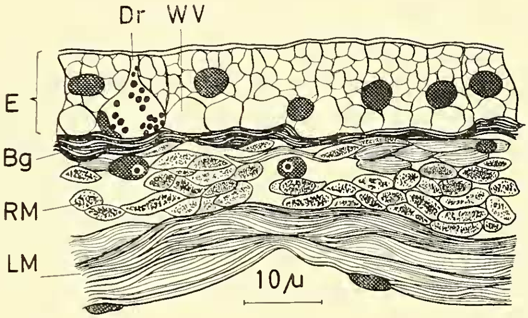


Abb. 22.
Epidermis und Muskulatur des Rückens. Bouin/Azan.

ihrer kristallinen Ablagerungen undurchsichtig weiss erscheinen, sehen im Schnitt gleich aus wie die Zonen der gelben Ringe: die Zellen sind etwas höher als in andern Gebieten und enthalten im proximalen Teil eine oder zwei grosse Vakuolen (bzw. die Ueberreste der Körner, je nach Fixierung). Von den Drüsenzellen kommen nur diejenigen auch auf dem Körper vor, deren Sekret in Form von Körnchen vorliegt, nicht aber die Schleimzellen der Kolbenspitze. Wimperzellen sind auf der Körperoberfläche vereinzelt zu finden.

(2) Leber und Nesselsack

Morphologisch stellen Leber und Nesselsack verschiedene Differenzierungsformen desselben entodermalen Gewebes dar: das Leberepithel führt die gesamte Verdauung—Fermentbildung, Resorption, z.T. intrazelluläre Verdauung, ausserdem Ausscheidung von Abfallstoffen und Speicherung von Reservesubstanzen aus, während die Zellen des Nesselsacks auf die Aufbewahrung und Ausscheidung der Nematocysten spezialisiert sind. Die Spitze des

Nesselsacks besitzt zwar nicht, wie vielfach behauptet wurde (Krembzov u.a.) eine permanente Oeffnung; eine solche kann aber zu bestimmten Zeiten auftreten. Mit jedem Kolben ist also eine potentielle Verbindung zur Aussenwelt, d.h. für das Darmsystem ein zusätzlicher Ausfuhrweg hergestellt. Den Verbindungskanal zwischen Leber und Nesselsack — der bei *Trinchesia* sehr kurz ist — bilden einige undifferenzierte embryonale Zellen, die nach beiden Seiten neues Zellmaterial liefern.

Nesselsack

Bei der Differenzierung der Nesselsackzellen wird eine strenge Entwicklungsfolge von proximal nach distal eingehalten. Der Vorgang der Differenzierung von der embryonalen Zelle bis zur sogenannten *Cnidocyste* wurde von Grosvenor (1903) und Glaser (1910) beschrieben. Leider fehlen allerdings genaue Angaben darüber, welche Art zur Untersuchung benützt wurde. (Grosvenor verwendete für Fütterungsversuche *Spurilla neapolitana* und *Rizzolia peregrina*, beide in Neapel, Glaser « an Aeolid » in USA). Aus den embryonalen Zellen der Verbindungszone zwischen Leber und Nesselsack entstehen — nach den Angaben dieser Autoren — zweierlei Nesselsack-Elemente: einerseits durch starke Grössenzunahme die Zentralzellen, *Cnidoblasten* oder *Cnidophagen*, jene Zellen also, die mit pseudopodienartigen Fortsätzen die Nematocysten phagocytieren; anderseits interstitielle Zellen, die als schmale und kaum differenzierte Gebilde von den Cnidoblasten gut zu unterscheiden sind. Beide Autoren vermuten, dass es diese Zellen sind, die um die Zentralzellen herum zunächst in deren basalem Teil eine Membran ausscheiden. Damit beginnt die Umwandlung des Cnidoblasten in eine *Cnidocyste*; das Plasma der Zentralzelle zieht sich von der Wand mehr und mehr zurück. Wenn durch das distale, immer noch freie Ende eine bestimmte Zahl von Nematocysten phagocytiert worden sind, wird die Cystenwand ringsherum vervollständigt. Jetzt degenerieren Kern und Plasma; dasselbe geschieht mit den interstitiellen Zellen. Im distalen Teil des Nesselsacks befinden sich, meist von der Wand losgelöst, die fertigen Cnidocysten, die zur Ausscheidung bereit sind. Diese stellen nichts anderes dar, als einen mit Nematocysten gefüllten Behälter, an dem im übrigen keine histologische Struktur

mehr zu erkennen ist. Die Nesselkapseln sind darin regelmässig angeordnet, und zwar ist derjenige Pol, an dem bei der Entladung der Nesselfaden austreten würde, gegen die Aussenseite der Cnidocyste gerichtet.

Da die Struktur des Nesselsacks von *Trinchesia* in manchen Einzelheiten von diesen Beschreibungen abweicht, wurden zunächst die Verhältnisse bei *Spurilla* nachgeprüft (wahrscheinlich stammen ja die Darstellungen Grosvenors mindestens teilweise von *Spurilla*). Soweit sich die Angaben auf die Entstehung der Cnidocysten beziehen, konnten die Ergebnisse Grosvenors und Glasers bestätigt werden. Im Bereich der äussersten Kolbenspitze hingegen — der weder von Grosvenor noch von Glaser im Detail untersucht worden ist — stimmen unsere Schnittbilder — 10 Serien durch Kolben von 4 verschiedenen Exemplaren — nicht mit den Aussagen und Abbildungen der beiden Autoren überein. Bei keiner Serie ist eine Oeffnung des Nesselsacks nach aussen zu sehen; vielmehr zeigt sich auf genau sagittal getroffenen Schnitten, dass die Epidermis an dieser Stelle in besonderer Weise modifiziert ist. Sie besteht aus sehr vielen dicht nebeneinander liegenden schmalen Zellen, die fast doppelt so hoch sind wie die übrigen Epithelzellen. An die Basis dieser Epidermiszellen schliesst der distale Teil des Nesselsacks umittelbar an. Dies ist eine oben geschlossene Röhre, deren Wände durch eine Schicht niedriger Zellen gebildet werden, die den interstitiellen Zellen ähnlich sehen. Dieser distale Teil macht ungefähr einen Viertel der ganzen Länge des Nesselsacks aus. Er ist frei von Cnidocysten; erst proximal davon schliessen die ältesten mit Nematocysten gefüllten Zellen an. Die den Cnidocysten zunächst liegenden Zellen der Nesselsackspitze tragen oft pseudopodienartige Fortsätze.

Auch die Behauptung (Grosvenor, Glaser), dass die interstitiellen Zellen zugrunde gehen, konnte nach unsern Schnitten nicht bestätigt werden. Vielmehr treten sie gerade im distalen Teil des Nesselsacks, wo die Cnidocysten sich abzulösen beginnen, deutlicher hervor als in der mittleren Partie. Es scheint, dass diese interstitiellen Zellen eine mehr oder weniger kontinuierliche äussere Schicht darstellen, die sich von der Basis bis zur Spitze des Nesselsacks hinzieht. In der embryonalen Zone sondern sich interstitielle Zellen von den phagocytierenden Elementen ab, zwischen diesen treten sie in Form einzelner spitz kegelförmiger Zellen auf, und im

apikalen Teil bilden sie eine geschlossene Zellage, die sich in der röhrenartigen Spitze fortsetzt.

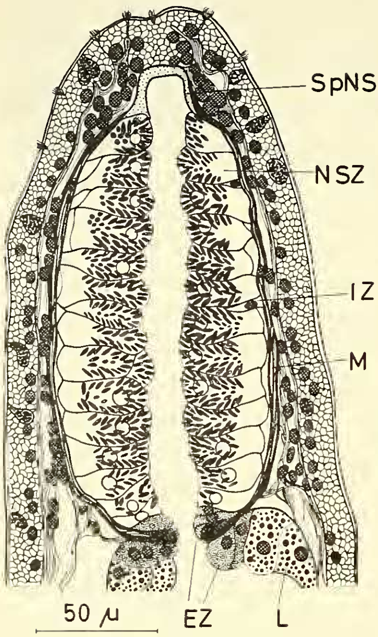


Abb. 23.

Nesselsack eines IIIa-Kolbens (*Trinchesia coerulea)*, aus zwei Schnitten kombiniert. Bouin/Chromalaun-Hämatoxylin.

NSZ Nesselsackzellen (= Cnidoblasten u. Cnidocysten), Nematocysten schwarz, Kerne hell, Vakuolen nicht gezeichnet.
EZ Embryonale Zellen.

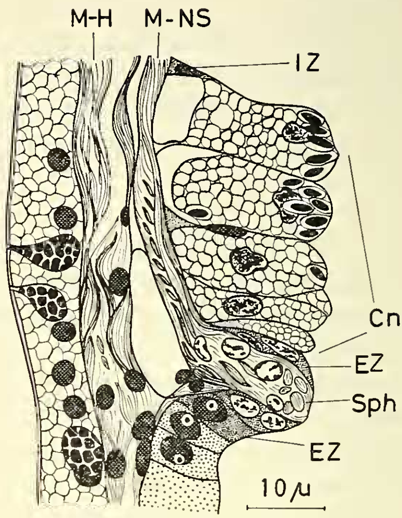


Abb. 24.

Verbindungszone zwischen Leber und Nesselsack: Differenzierung der Nesselsackzellen *(Trinchesia coerulea)*. Bouin/Hämalaun.

Cn in Differenzierung begriffene Nesselsackzellen (Cnidoblasten).
Sph Sphincter-Muskel zwischen NS und Leber.

Gegen aussen ist der Nesselsack abgeschlossen von einer sehr dünnen Bindegewebeschicht. Diese ist die Fortsetzung des Bindegewebeüberzuges der Leber. Ausserdem ist der Nesselsack umgeben von einer Schicht von hauptsächlich zirkulär, zum Teil schräg spiralig und längs verlaufenden Muskelfasern, die bei *Spurilla* mächtig entwickelt ist.

Aehnlich wie bei *Spurilla* sind die Verhältnisse auch bei *Coryphella pedata*. Besonders auffällig ist hier das rasche gänzliche

Verschwinden von Kern und Plasma in den Cnidocysten, die sich bald von der Wand lösen und frei im Lumen liegen (Abb. 26a).

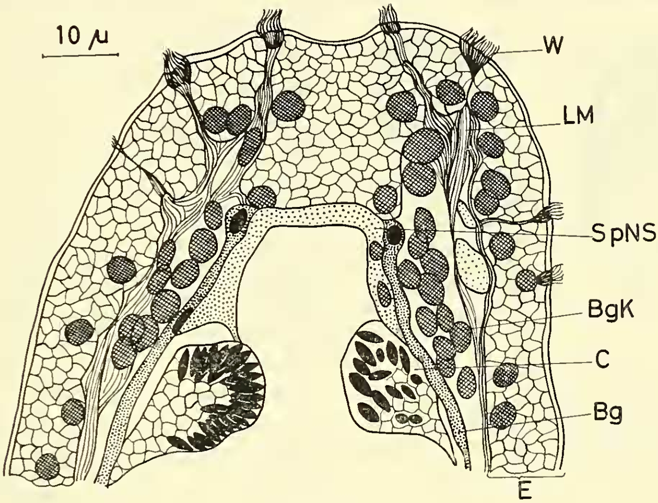


Abb. 25.

Kolbenspitze (vgl. Abb. 10) *(T. coerulea)*. Bouin/Chromalaun-Hämatoxylin.

C älteste Cnidocysten.
LM Längsmuskelfasern, die mit den Wimpern (W) in Verbindung stehen.
E Epidermis, an der Spitze über dem Nesselsack stark verdickt.

Der Nesselsack von *Trinchesia* ist seinem Gesamtbauplan nach gleich organisiert wie der von *Spurilla*, mit dem Unterschied, dass sowohl die basale Differenzierungszone wie auch der röhrenartige Spitzenteil bedeutend kürzer und die Muskulatur schwächer ausgebildet sind. Der Uebergang von der Leber zum Nesselsack ist durch eine blosse Einschnürung markiert, die von kräftigen Ringmuskeln erzeugt wird; distal und proximal davon befinden sich je eine bis drei embryonale Zellen, während an der Stelle der Verengung selbst keine Zellen, sondern nur eine dünne Plasmaschicht der Muskulatur aufliegen (Abb. 24). Auf der ganzen Höhe des Nesselsacks liegen bei einem *a*-Kolben 12-14 fertig differenzierte Cnidophagen übereinander (Abb. 23). Die ältesten Zellen sind oft schon von der Bindegewebewand des Nesselsacks abgelöst (Abb. 28a). Zwischen den Cnidophagen oder Cnidocysten sind einzelne schmale interstitielle Zellen eingezwängt, die nur durch ihren flachgedrückten Kern überhaupt auffallen. Betrachtet man

einen Nesselsack in der Aufsicht, d.h. nicht in einem sagittal sondern in einem seitlich geführten Schnitt, so erscheinen die Zentralzellen als mehr oder weniger regelmässige Sechs- bis Achtecke. Zwischen ihnen liegen die in dieser Ansicht dreieckigen Kerne der interstitiellen Zellen (Abb. 27). Von ihrem Plasma ist nichts zu sehen; offenbar sind es aber diese Zellen, die das nur am lebenden Kolben sichtbare Orangepigment enthalten: die Lokalisierung der Farbe und die Lage dieser Zellen entsprechen sich jedenfalls genau.

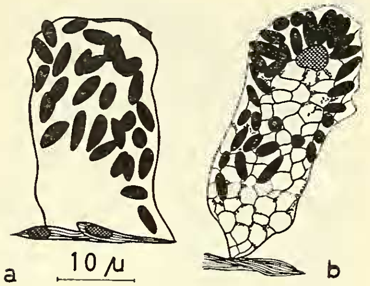


Abb. 26.
Fertige Cnidocysten.
a) Coryphella pedata: weder Kern noch Plasmastruktur zu sehen.
b) Trinchesia coerulea: Kern und Vakuolenstruktur deutlich.

Wesentlich anders als bei den zum Vergleich beschriebenen Formen, *Spurilla* und *Coryphella*, ist bei *Trinchesia coerulea* die Struktur der Cnidocysten — oder Nesselsackzellen, wie sie vielleicht neutraler gennannt werden können. Auf Seite 490 wurde bereits darauf hingewiesen, dass diese Zellen im lebenden Kolben mit farblos oder blass grünlich scheinenden Vakuolen gefüllt sind, und es wurde die Vermutung ausgesprochen, dass diese Vakuolen zusammen mit dem Orangepigment der interstitiellen Zellen das gelblich-weisse Aussehen des Nesselsacks von *Trinchesia* ausmachen. Diese Vakuolenstruktur ist bei guter Plasmafixierung (am besten Osmium-Gemische) auch auf den Schnitten deutlich. Graham erwähnt diese Besonderheit im Zusammenhang mit der Vakuolenstruktur des Epidermis- und Magenepithels. Nach ihm weisen auch diese Vakuolen jene schon diskutierten (p. 508) Zwischenwände auf. Er sagt ausdrücklich, dass die Vakuolenstruktur bei *Cratena glotensis* (*Cratena* = Synonym von *Trinchesia*) deutlicher sei als bei den beiden andern Arten (*Aeolidina alderi* und *Facelina drummondi*). In den Nesselsackzellen von *Aeolidina* und *Facelina* — deren Nesselsäcke transparent sind — konnte ich weder am lebenden Gewebe noch auf Schnitten derartige Vakuolen finden. An den Vakuolen von *Trinchesia* waren keine Mittellinien zu sehen.

Ueber die Entwicklung und Degeneration der Nesselsackzellen macht Graham keine näheren Angaben. Das besondere am Nessel-

sack von *Trinchesia coerulea* ist, abgesehen von der ausgeprägten Vakuolisierung des Plasmas, die Tatsache dass, im Gegensatz zu *Spurilla*, *Coryphella* und andern, auch die ältesten Nesselsackzellen

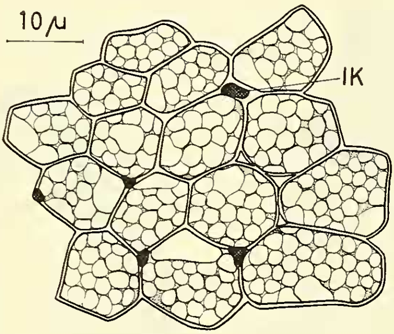


Abb. 27.
Aufsicht auf ein Stück des Nesselsacks *(Trinchesia coerulea)*.
Zwischen den polygonalen Nesselsackzellen Kerne von interstitiellen Zellen (IK).
Bouin/Azan.

kaum Zeichen von Degeneration zeigen. Die Vakuolenstruktur ist von den ersten zur Phagocytose befähigten bis zu den am meisten distal gelegenen Zellen gleichmässig vorhanden. Im basalen Teil fertig differenzierter Zellen treten oft grössere Hohlräume auf, die Anzeichen dafür sein können, dass der Zellkörper sich von der Cystenwand zurückzieht. Ebensogut kann es sich aber um ein Fixierungsprodukt handeln, denn im lebenden Nesselsack sind keine so grossen Hohlräume zu beobachten.

Eine fertig ausgebildete Nesselsackzelle ist zu etwa zwei Dritteln mit Nematocysten angefüllt, die radiär angeordnet sind. Der Kern liegt im gegen das Lumen gerichteten Teil der Zelle und ist häufig von den stark färbbaren Nesselkapseln verdeckt. Er hat oft helles Aussehen, einen deutlichen Nucleolus und eine auffällig gelappte Form, was ein Zeichen hoher Aktivität ist (nicht etwa von Degeneration). Im basalen Teil der Zellen, welcher der Bindegewebe- und Muskelwand des Nesselsacks aufliegt und frei ist von Nematocysten, kommt die Vakuolenstruktur zum Vorschein (Abb. 26b). Bei jüngeren Nesselsackzellen, die noch nicht dicht mit Nematocysten besetzt sind, sieht man, dass jede Nesselkapsel in einer eigenen Vakuole enthalten ist. Das freie Zellende ist oft in lange Plasmafortsätze ausgezogen, die offenbar die Nematocysten

aufnehmen. Es muss nochmals betont werden, dass auch die ältesten Zellen, die gelegentlich schon von der Nesselsackwand losgelöst sind und offensichtlich nächstens ausgestossen werden

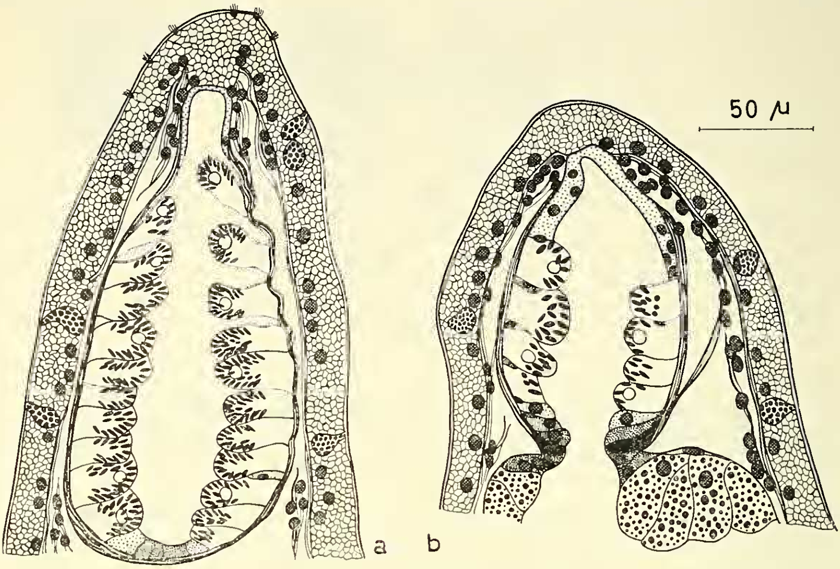


Abb. 28.
Ausscheidung von Cnidocysten bei *a*-Kolben *(Trinchesia coerulea)*. Bouin/Azan.
a) Die ältesten Cnidocysten in Ablösung begriffen.
b) Nesselsack nach der Ausscheidung: statt 12—14 nur 4 funktionstüchtige Nesselsackzellen übereinander.

sollen, noch einen durchaus normalen Kern und die typische Vakuolenstruktur besitzen.

Der besondere Bau der Nesselsackspitze wurde schon bei *Spurilla* beschrieben. Hier sei die Struktur der gesamten Kolbenspitze von *Trinchesia* nochmals im Zusammenhang dargestellt. Die Muskelschicht, die den Nesselsack umgibt, wird gegen die Spitze zu allmählich dünner und hört schlieslich etwas vor dem Nesselsack auf; im äussersten Teil des Nesselsacks stehen die Epidermis und jene Schicht von möglicherweise den interstitiellen Zellen entsprechenden Zellen[1] in direktem Kontakt. Der distale röhren-

[1] Vgl. Seite 530: Die Nesselsack-Spitze enthält Orangepigment. Diese Beobachtung bestärkt uns in der Auffassung, dass die Nesselsackspitze von den interstitiellen Zellen entsprechenden Zellen gebildet wird: in beiden kommt dasselbe Pigment vor.

artige Teil des Nesselsacks ist, ebenso wie die Epidermis an dieser Stelle, auffällig arm an Kernen (Abb. 25). Der ganze Spitzenteil ist offenbar darauf eingerichtet, dass gegebenenfalls die Epidermiszellen und die Nesselsackspitze aufgelöst und die Cnidocysten ausgestossen werden können. An Kolben lebender Exemplare beobachtete ich mehrmals eine Oeffnung an der Spitze und das Austreten von mit Nematocysten beladenen Zellen (Abb. 31). Auf Schnitten findet man nicht selten Nesselsäcke, die anstatt der 12-14 Zellen bloss deren drei oder vier enthalten, was bedeutet, dass sie bald nach einer Entladung fixiert worden sind (Abb. 28b). Die verdickte Epidermisstelle ist umgeben von zahlreichen Wimperbüscheln, die, wie schon erwähnt, mit längs verlaufenden Muskelfasern in Verbindung stehen. Schleimdrüsenzellen, die ebenfalls in der Spitzenregion besonders häufig sind, befinden sich etwas weiter proximal in sub-apicaler Stellung.

Leber.

In diesem Abschnitt geht es nur darum, die Leber als wichtige Komponente der Kolbenfärbung zu charakterisieren, zu zeigen, durch welche Elemente des Leberepithels die äusserlich sichtbare grüne bzw. „schwarze“ Färbung erzeugt wird. Eine funktionelle Deutung dieser Elemente wird erst dann möglich sein, wenn die Ergebnisse von Fütterungs- und Regenerationsversuchen sowie die auf diesem Gebiet recht umfangreiche Literatur berücksichtigt werden (S. 557). Für die Beschreibung wurde ein frisch fixiertes Exemplar gewählt, das weder unmittelbar zuvor gefressen noch lange Zeit gefastet hatte, dessen Leber sich also in einem mittleren Funktionszustand befand. Bei einem ideal sagittal getroffenen Schnitt (Abb. 8b) erscheint die Leber als schlauchförmiges Organ, das an der Kolbenbasis durch eine weite Oeffnung mit der Leberverzweigung im Körper, im distalen Teil durch eine kurze Einschnürung mit dem Nesselsack in Verbindung steht, und dessen Epithel in Falten gelegt ist, sodass jederseits entsprechend der Kolbenlänge zwei bis sechs Blindsäcke entstehen. Aussen wird die Leber überzogen von einer besonders bei Azanfärbung deutlichen Bindegewebeschicht.

Die beiden vom lebenden Kolben her bekannten Zellsorten sind auf den Schnitten wiederzufinden (Abb. 29). Die Mehrzahl der Zellen sind V e r d a u u n g s z e l l e n. Ihr Kern liegt meist nicht ganz

basal, das Plasma ist mehr oder weniger deutlich vakuolisiert und enthält Kugeln verschiedener Grösse, die sich mit dem jeweils ver-

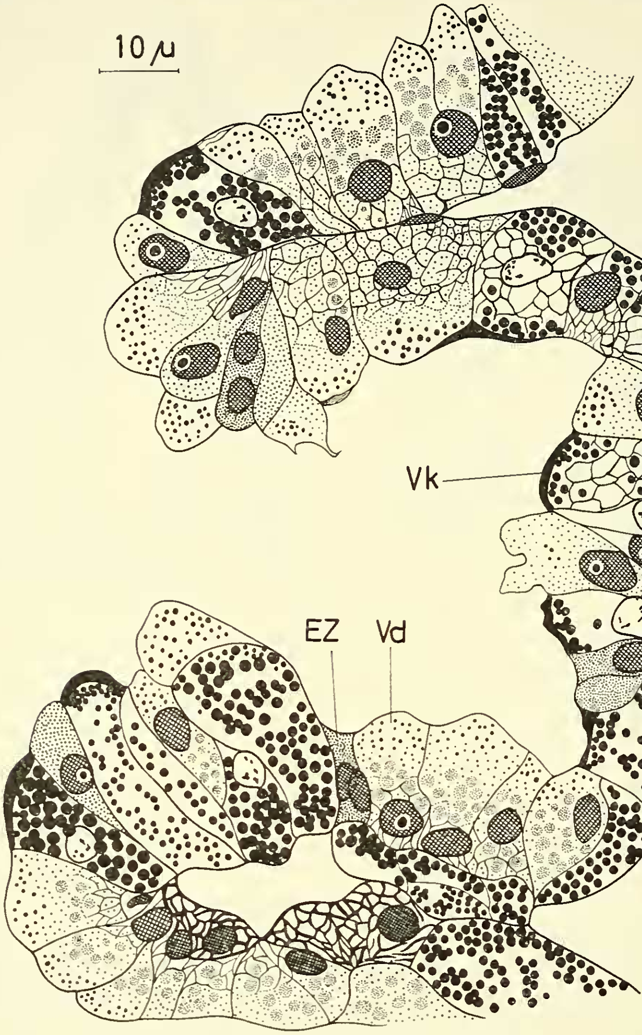


Abb. 29.
Leberepithel an der Blaustelle. Bouin/PAS.

wendeten Plasmafarbstoff stärker als die Umgebung anfärben. Die Vakuolenzellen möchte man auf Grund ihres Aussehens auf den Schnitten eher als „Körnerzellen" bezeichnen. In einem grob-

maschigen Plasmanetz liegen die einzelnen Vakuolen oder Körner. Durch Hämalaun/Benzopurpurin, Azan und PAS lassen sie sich nicht anfärben, sondern sie erscheinen in einer braungelben Eigenfarbe, die auch in ungefärbten Schnitten vorhanden ist. Einzig durch Hämatoxylin-Färbung oder Osmium-Behandlung werden sie geschwärzt. Der Kern ist häufig sehr hell und hat gelappte Form, ist aber nicht immer zu sehen, weil viele Zellen dicht mit gelben Körnern gefüllt sind.

Durch die verschiedene Färbbarkeit ihrer Einschlüsse sind zwar Verdauungs- und Vakuolenzellen auf den ersten Blick zu unterscheiden; morphologische Merkmale, nach denen die beiden Zelltypen sich eindeutig trennen liessen, gibt es aber nicht. Vielmehr ändert die Form beider Zellsorten je nach ihrer Lage: an den gegen aussen gerichteten Wänden der Blindsäcke — die *periphere Teile* der Leber genannt werden sollen — befinden sich zylindrische bis kubische und einzelne pyramidenförmige Zellen, die mit der Basis der Aussenseite anliegen. Letztere sind typisch für die Umbiegungsstelle zur Falte. Die Falten selber werden von keulenförmigen Zellen gebildet, wobei der breite Teil gegen das Leberlumen gerichtet ist. Zwar hat die Beobachtung des lebenden Kolbens gezeigt, dass die Vakuolenzellen an der Peripherie, die Verdauungszellen mehr zentral gelegen sind; eine strenge Trennung existiert jedoch, wie aus den Schnitten ersichtlich ist, nicht. Es gibt Vakuolenzellen von pyramidenförmiger, zylindrischer und keulenförmiger Gestalt, wobei allerdings die pyramidenförmigen, somit die peripher gelegenen Zellen am zahlreichsten sind. Die Verdauungszellen haben entweder Zylinder- oder Keulen-, nicht aber Pyramiden-Form. Vielfach alternieren pyramidenförmige Vakuolenzellen und keulenförmige Verdauungszellen und ergänzen sich durch ihre entgegengesetzten Formen zu einem gleichmässig geraden Epithel (Abb. 29).

Da es die Vakuolenzellen sind, deren intensiv gefärbte Einschlüsse am lebenden Kolben die fast schwarze Färbung der Leber an der Blaustelle verursachen, ist zu erwarten, dass auf den Schnitten jene Stelle des Leberepithels besonders reich an Vakuolenzellen ist, an der in der darüberliegenden Epidermis die Blauvakuolen auftreten. Am deutlichsten tritt dieses erstaunliche Entsprechen von Blauvakuolen der Haut und dunklen Körnern der Leber auf einem ungefärbten Präparat in Erscheinung, bei dem

dank der Fixierung mit Carnoy die gelben Körner nicht herausgelöst wurden, sondern als gelbbraune Klumpen von den Hohlräumen der Blauelemente sofort zu unterscheiden sind (Abb. 8D). Wenn dennoch auf manchen Schnitten die Konzentration der Vakuolenzellen auf die Blaustelle weniger ausgeprägt zutage tritt, als man es sich nach dem Bild des lebenden Kolbens vorstellen würde, so rührt dies zum Teil daher, dass bei der Fixierung die Vakuolen zwar nicht aufgelöst werden, der spezifische Farbstoff, der die einen dunkler, die andern heller gelbgrün, grün oder gelbbraun erscheinen lässt, aber offenbar zerstört wird. Jetzt sehen alle Vakuolen in den Leberzellen gleichmässig braungelb aus.

(3) Zwischengewebe

Obwohl einzelne der unter dem Begriff *Zwischengewebe* zusammengefassten Gewebeteile schon bei der Beschreibung der Epidermis bzw. der Leber angeführt wurden, soll hier die Schichtenfolge von aussen nach innen nochmals im Zusammenhang dargestellt werden. Die Epidermis ist gegen innen begrenzt von einer bei Azanfärbung sehr auffällig blau erscheinenden Bindegewebeschicht. Auf sie folgen eine dünne Lage einzelner Ringmuskel-Bündel und eine etwas dickere Längsmuskelschicht, die wiederum durch einen Bindegewebeüberzug abgeschlossen ist. Diese Schichten zusammen bilden einen Hautmuskelschlauch, der im Kolben eher schwach, im Körper dagegen an einzelnen Stellen mächtig entwickelt ist.

Die innern der Leber aufliegenden mesodermalen Gewebeteile sind nicht spiegelbildlich zum Hautmuskelschlauch organisiert. Beim Nesselsack stimmt zwar die Schichtenfolge — Entoderm (statt Ectoderm), Bindegewebe, Muskulatur und nochmals Bindegewebe — mit der des Integuments überein, die Muskeln verlaufen aber grösstenteils zirkulär und nicht längs. Und sie hören mit dem Sphinctermuskel am Uebergang vom Nesselsack zur Leber auf; die Leber weist nur eine dünne Lage von Bindegewebezellen auf, die sämtliche Falten und Ausbuchtungen aussen überzieht, aber keine Muskulatur. Vom Bindegewebeüberzug der Leber zum äussern Abschluss des Integuments bestehen ebenfalls von Bindegewebezellen gebildete Querverbindungen. Diese unterteilen den Blutraum, der Leber und Nesselsack rings umgibt, in einzelne Kammern, die aber nicht vollständig gegeneinander abgeschlossen, sondern durchgehend sind.

Vom Blut selber ist auf den Schnitten kaum etwas zu sehen; auch die Herzteile im Körper erscheinen leer bis auf wenige schwach angefärbte Plasmafetzen und ganz vereinzelt auftretende Kerne. Im distalen Kolbenbereich befinden sich besonders viele freie Bindegewebezellen zwischen der Längsmuskelschicht und dem Nesselsack (Abb. 25).

Die Verhältnisse an der Uebergangsstelle vom Körper zum Kolben lassen sich am besten überblicken, wenn man einen Querschnitt durch die Kolbenbasis betrachtet — einen Schnitt, der in Bezug auf den ganzen Schneckenkörper tangential geführt ist (Abb. 18). Neben dem quer getroffenen Leberschlauch befindet sich jederseits ein Blutgefäss, und zwar median ein grosses, welches das Blut vom Kolben in die Hauptvene bringt, lateral ein kleineres, weniger scharf abgegrenztes, das aus dem Körper Blut sammelt und es dem Kolben zuführt. Beide Hohlräume sind voneinander getrennt durch sehr lockeres Bindegewebe und durch Muskelfasern, die von der Haut an die Leber ziehen. An der Stelle des Uebertritts vom Körper in den Kolben ist die Leber von einer dünnen Lage von Ringmuskeln umgeben. Der Leberschlauch ist aber kaum eingeschnürt — was besser aus einem Sagittalschnitt ersichtlich ist — es besteht ja bei *Trinchesia* auch nicht ein abrupter Uebergang von einem flachen Epithel des Lebergangs im Körper zum hohen Drüsenepithel des Kolbens wie etwa bei *Facelina*-Arten. Die Struktur der Kolbenansatzstelle lässt denn auch verständlich erscheinen, warum bei *Trinchesia* die Kolben nicht durch blosses Anfassen an der Basis mit einer spitzen Pinzette schon entfernt werden können, wie dies eben bei *Facelina*-Arten ohne weiteres gelingt.

Bei manchen Exemplaren treten im Raum zwischen Haut und Leber Zellen auf, die durch einen grossen Kern und intensive Färbung des Plasmas — dunkelviolett in Hämalaun, orange in Azan, schwarzgrau in Hämatoxylin — sofort auffallen (Abb. 30). Schon KREMBZOV (1902) beachtete diese Zellen und vermutete, dass es sich um von der Leber abgeschnürte Zellen handeln könnte. Tatsächlich besteht eine grosse Aehnlichkeit zwischen den Kernen dieser Zellen und denen gewisser Leberzellen (unserer Verdauungszellen). Da aber nie eine eben in Abschnürung begriffene Zelle gefunden werden konnte, scheint es doch zu gewagt, allein auf Grund einer oberflächlichen Aehnlichkeit der Kerne Schlüsse über die

Herkunft dieser Zellen zu ziehen; umso mehr als das Plasma ja anders aussieht als das der betreffenden Leberzellen. Seltsam ist an diesen Zellen des Zwischengewebes, dass sie bei einzelnen Exemplaren in grosser Zahl vorhanden sind, bei andern völlig fehlen, ohne dass bis jetzt irgendeine Regel über ihr Auftreten etwa im Zusammenhang mit Fütterungszustand, Alter, Geschlecht etc. hätte aufgestellt werden können. Erwähnenswert ist auch, dass diese Zellen immer streng auf den Kolben beschränkt und nie im Körper anzutreffen sind.

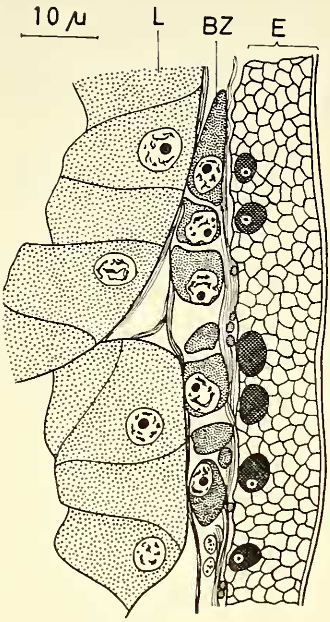


Abb. 30.
„Besondere Zellen" (BZ) zwischen Epidermis und Leber. Bouin/Hämalaun. Auffällige Aehnlichkeit der Kerne dieser Zellen mit denjenigen der Leberzellen !

Ausser dem Blut und diesen Zellen enthält der Raum zwischen Haut und Leber auch die Nerven. Nach den Angaben Russells (1929), die nicht nachgeprüft wurden, wird die Leber durch viscerale Aeste, das Integument durch pleurale Nerven versorgt. Die pleuralen Nerven verlaufen längs des Kolbens direkt unter der Längsmuskulatur, sind aber nur bei spezieller Fixierung und Färbung (z.B. Champy/Hämatoxylin Heidenhain) von den Muskelfasern mit Sicherheit zu unterscheiden.

Zusammenfassung

Auf Grund der morphologischen und histologischen Beschreibungen dieses ersten Abschnitts lässt sich über die Organisation des Farbmusters bei *Trinchesia coerulea* folgendes aussagen:

1. Die Verteilung der Pigmente und Farbstrukturen auf den einzelnen Kolben ist ein Feldmerkmal d.h. sie hängt von der Grösse und Stellung der Kolben am Körper ab. In der Färbung der Kolben ist also eine Gesamtorganisation zu erkennen.

2. Das Farbmuster kommt durch das Zusammenwirken dreier übereinanderliegender Schichten zustande:

(1) Obere Epidermisschicht
(2) Untere Epidermisschicht
(3) Leber bzw. Nesselsack

Die obere und untere Epidermisschicht bilden zusammen die gelben Ringe, die untere Epidermisschicht und die Leber den blauen Ring. Ueber dem opakweissen Nesselsack wie über der olivgrünen Leber an der Kolbenbasis ist die Epidermis ungefärbt.

Alle zwischen Epidermis und Leber liegenden Elemente sowie die Drüsenzellen der Epidermis sind am lebenden Tier völlig farblos.

Die Grenzen zwischen den einzelnen Farbbezirken bzw. gefärbten und ungefärbten Stellen sind sehr scharf. Besonders eindrücklich ist die Uebereinstimmung der Blauvakuolen und der schwarzen Körner der Leber.

3. Die goldgelbe und blaue Farbe sowie das Weiss des Nesselsacks sind Struktureffekte, die nur unter bestimmten (am lebenden Kolben verwirklichten) Bedingungen zustande kommen. Besondere Beachtung verdient die Tatsache, dass Körner, die sich im histologischen Bild und in ihrer Löslichkeit völlig gleichen, auf den Kolben goldgelbe, auf dem Körper weisse Farbe erzeugen.

4. Histologisch lassen sich ausser dem fettlöslichen Orangepigment alle Farbelemente nachweisen:

Vakuolenstruktur in den Nesselsackzellen (weiss).
Grosse Vakuolen, proximal von den Kernen, von Gelbkörnern herrührend. Epidermis verdickt.
Kleinere „Blauvakuolen".
Vakuolenzellen mit gelbbraunen Körnern als dunkle Leberelemente. Diese Zellen sind an der Blaustelle deutlich gehäuft.
Verdauungszellen mit verschiedenartigen Einschlüssen als grüner — von der Nahrung abhängiger — Grundton der Leber.

5. Der Bau des Nesselsacks, der ausführlicher beschrieben wird, hat mit der Kolbenfärbung direkt nichts zu tun. Immerhin ist auf zwei Punkte hinzuweisen:

(1) Dadurch, dass die Vakuolenstruktur in den Nesselsackzellen erhalten bleibt, bis diese ausgeschieden werden — und nicht etwa degeneriert wie z.B. bei *Coryphella* — tritt der Nesselsack als opakweisses Gebilde deutlich in Erscheinung und bestimmt das Farbmuster mit.

(2) An der Kolbenspitze kann dank besonderen Differenzierungen der Epidermis und der Nesselsackspitze eine Oeffunng des Nesselsacks nach aussen auftreten. Diese Stelle der Epidermis ist auch bei Formen, deren Kolbenspitze gefärbt ist (*Facelinopsis marioni*, *Eubranchus tricolor*) stets frei von Pigment.

B. Varianten und Veränderungen des Farbmusters

Die Auswirkungen von Wachstums- und Stoffwechsel-Prozessen auf die Färbung.

EINLEITUNG

Als Beispiel für die Ausführungen des letzten Kapitels diente eine „Normaltrinchesia", d.h. ein Exemplar, das in der Ausbildung seines Musters als für die Art charakteristisch gelten kann. Der einzelne Kolben wurde bis jetzt ausschliesslich in seiner Rolle als Träger der Färbung beschrieben. Im folgenden sollen die Wachstums-, Differenzierungs- und Stoffwechselprozesse der Kolben betrachtet werden. Dabei wird sich zeigen, welche Abweichungen von der Normalfärbung diese Vorgänge — und vielleicht noch andere — an den einzelnen Individuen hervorrufen.

Die Aussagen, die über diese Veränderungen gemacht werden, beruhen teils auf Zufallsbeobachtungen an frisch gefangenen und im Aquarium gehaltenen Tieren, teils auf speziell unternommenen Versuchen (Futter-Hunger, Regeneration) und werden nach Möglichkeit durch histologische Angaben ergänzt. Um eine zusammenhängende Darstellung der Versuchs-Bedingungen und Ergebnisse geben zu können, ordnete ich den Stoff rein äusserlich nach Beobachtungsmethoden:

1. In der Natur gefundene Besonderheiten

   Farbvarianten — Ausscheidung von Nesselzellen — „krankhafte Veränderungen" — Abstossung der Haut — Kolbenanomalien.

2. Versuche

Regeneration der Kolben, mit und ohne Futter.
Fütterung, teilweise mit Regenerationsversuchen kombiniert.

Histologische Angaben schliessen unmittelbar an den Abschnitt an, zu dem sie gehören. Am Schluss werden die vielen Einzeltatsachen unter den uns hier interessierenden Gesichtspunkten zusammenfassend betrachtet werden.

1. In der Natur gefundene Besonderheiten

Farbvarianten

In den systematischen Werken über Opisthobranchier kommt zum Ausdruck, wie variabel die Färbungsmerkmale dieser Tiergruppe sind. Sie werden deshalb nur ergänzungsweise zur systematischen Charakterisierung benützt, ja oft kaum erwähnt.

Bei *Trinchesia coerulea* konnte ich folgende Farbvarianten beobachten, die durch das Vorherrschen bzw. Fehlen der einen oder andern Komponente zustandekommen:

(Die Farbangaben beziehen sich, wie der Artname *coerulea*, auf den Gesamteindruck, den man bei Betrachtung mit schwacher Vergrösserung hat.)

1. *Rote Form* (Tafel): Viel und intensives Orangerot, auch distal vom obern gelben Ring an der Spitze und basal vom untern gelben Ring bis fast zur Kolben-Ansatzstelle, gelegentlich sogar über dem blauen Streifen. Spitze des Nesselsacks häufig orange gefärbt, ausserdem oft auch in der Haut des Körpers (Kolbenbasis, Kopf) orangeroter Farbstoff abgelagert. Ob ein Zusammenhang besteht zwischen der Pigmentablagerung in der Haut und der bei diesen Exemplaren häufig leuchtend orangerot durchschimmernden Samenampulle, kann nicht entschieden werden. Diese Variante kommt vor allem bei Posidonien-Exemplaren vor.

2. *Gelbe Form:* An Stelle des blauen Ringes Gelbkörner, dazwischen nur wenige Blaupunkte. Breiter unterer gelber Ring, gelbe Körner zerstreut auch auf dem Basalteil des Kolbens. Orangepigment vorhanden, aber nicht besonders auffällig.

3. *Gelb-grüne Form* (Tafel): Da das Orangepigment fast vollständig fehlt, tritt die olivgrüne Farbe der Leber stärker als sonst in Erscheinung. Gelb in einzelne Flecken aufgelöst, sehr wenig Blau.

Solch extrem abweichend gefärbte Tiere sind selten (Grössenordnung etwa ½ - 1%). Kleinere Unterschiede in der Ausbreitung der einzelnen Farbstoffe, die eine geringere Abweichung vom Normaltypus ausmachen, kommen dagegen häufiger vor. Es sei hier nochmals betont, dass mit den am Ende des ersten Abschnitts zusammengefassten Gesetzmässigkeiten des Farbmusters ein optimal ausgebildetes Muster dargestellt wurde, wie es tatsächlich bei vielen Exemplaren verwirklicht ist (siehe Tafel, ganze Schnecke).

Ausscheidung von Nesselsackzellen

Auf gewisse Reize — in einzelnen Fällen bei der Behandlung mit MS (siehe S. 533), Berührung der Kolben eines Exemplars, das eine Nacht im Kühlschrank bei 5° zugebracht hatte — reagieren Trinchesien mit der Ausscheidung von Nesselsackzellen durch die Kolbenspitze. Abgesehen von diesen künstlich erzeugten Reaktionen kann man gelegentlich Tiere beobachten, die eben im Begriff sind, aus einzelnen Nesselsäcken weisse Kugeln auszustossen. Die weissen Kugeln sind die mit Nematocysten gefüllten Cnidocysten; der Vorgang stellt das natürliche Endstadium der Cnidoblasten- bzw. Cnidocysten-Entwicklung dar, die im histologischen Teil (S. 514) beschrieben wurde. In diesem Stadium ist an der Spitze des Nesselsacks eine Oeffnung sichtbar, aus der die Zellen einzeln austreten. Bevor die Ausscheidung beginnt, ist die Spitze oft deutlich orange gefärbt. Auch die zwischen den Cnidocysten gelegenen interstitiellen Zellen enthalten häufig besonders viel Orangepigment. Die Auflösung des Nesselsacks in die einzelnen Zellen und deren Ausscheidung geht vielfach — doch nicht immer — soweit, dass nach Beendigung des Prozesses vom Nesselsack nichts mehr zu sehen ist. In diesem Fall werden offenbar nicht bloss die fertig ausgebildeten Cnidocysten ausgestossen, sondern alle Zellen, die soweit differenziert sind, dass sie im lebenden Kolben als weisse Kugeln sichtbar sind. Nach ungefähr zwei Tagen ist an dem jetzt stumpfen Ende des Kolbens die kleine halbdurchsichtige Anlage eines neuen Nesselsacks zu erkennen.

Gewöhnlich geschieht die Ausscheidung von Nesselsackzellen nicht bei allen Kolben gleichzeitig, sondern nur bei einzelnen. Die kleinen seitlichen Kolben werden von diesen Veränderungen höchst selten betroffen.

Manchmal gehen mit der Entleerung des Nesselsacks allgemeine Auflösungserscheinungen an einzelnen Kolben parallel. Die Abschnürung ganzer Kolben an der Basis wurde mehrmals beobachtet. In einem bestimmten Fall trat schon am Tag nach der endgültigen Durchtrennung des Kolbens eine neue Anlage auf. Dieser Vorgang ist eine der Ursachen dafür, dass bei frisch gefangenen Tieren sehr oft einzelne mediane Kolben zu kurz, d.h. in Regeneration begriffen sind.

Besondere Veränderungen der Leber (Abb. 31)

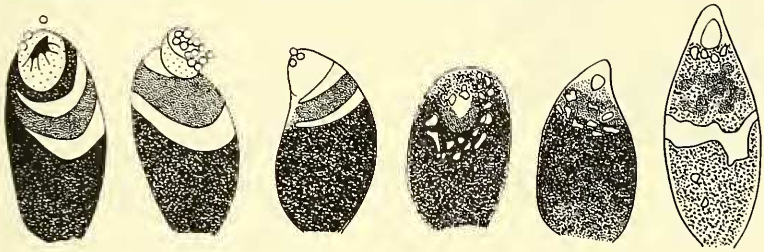


Abb. 31.

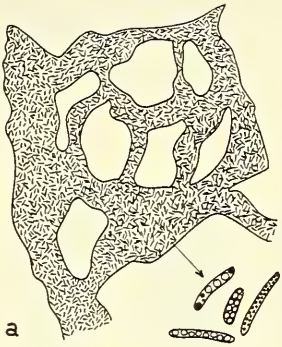
Ausscheidung von Cnidocysten.
Veränderungen am Kolben IV*a* eines Exemplares innert 8 Tagen.

1) NS mit Oeffnung, Austreten der Cnidocysten, Leber schwarz.
2) NS-Auflösung in vollem Gang.
3) 12 Std. später als 1).
Spitze transparent, nur noch drei Cnidocysten.
4) 24 Std. später als Stadium 1).
Kein NS mehr, Musterteil stark zusammengeschrumpft.
5) 5 Tage später als Stadium 1).
Anlage eines neuen NS
6) 8 Tage später als Stadium 1).
Kolbenform und Leberfarbe wieder normal.
Ab hier weiteres Wachstum des NS und Ergänzung der Farbringe.

Als auffällige Begleiterscheinung der Ausstossung von Nesselsackzellen sind manchmal krankhaft anmutende Veränderungen an der Leber zu beobachten. Die Leber ist so dicht mit dunklen Körnern vollgepackt, dass die Kolben schwarz aussehen und beinahe zu Kugelform anschwellen. Der basale Kolbenteil ist mächtig aufgetrieben, die distale Hälfte mit den drei Farbringen stark zusammengezogen, ja oft ist das Pigment kaum sichtbar.

Drei solche schwarze Exemplare konnten während vierzehn Tagen im Aquarium beobachtet werden. Zwei Tiere erholten sich,

nachdem sie während etwa einer Woche ohne zu fressen mit kontrahierten Rhinophoren und Kolben unbeweglich an der Glasfläche des Gefässes geklebt hatten, wieder vollständig, bildeten neue Nesselsäcke, neues Pigment und nahmen wieder Futter zu sich. Das dritte Tier, bei dem die Auflösungserscheinungen sich nicht

a


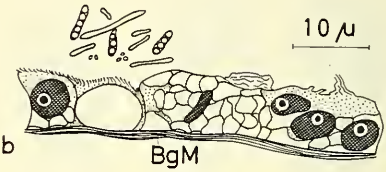
b


Abb. 32. „Häutung"
a) Abgestreifte Rückenhaut mit den Kolben entsprechenden Löchern.
Rechts unten einige Stäbchen stark vergrössert.

Abb. 32.
b) Schnitt durch die Epidermis des Rückens eines Exemplars, das unmittelbar nach einer Häutung fixiert wurde. Die Stäbchen (Hautreste) sind auch im im histologischen Bild zu sehen. Cuticula fehlt!

auf die Nesselsäcke beschränkten, sondern mehrere Kolben ergriffen, ging nach drei Tagen ein. In Abbildung 31 sind die wichtigsten Veränderungen, die an den Kolben der ersten beiden Exemplare vor sich gingen, am Beispiel eines IVa-Kolbens dargestellt. Die sehr starke Füllung der Leber mit dunklen Körnern nahm im Lauf der Beobachtungsperiode allmählich ab. Die Tiere gaben Kot ab und begannen wieder zu fressen. Als sie wieder einigermassen normales Aussehen erreicht hatten, streiften sie innerhalb von drei Tagen dreimal die äusserste Hautschicht ab.

„Häutung" (Abb. 32).

Derartige „Häutungen" kommen auch bei normalen Tieren ab und zu vor, bloss nicht in so kurzen Abständen. Wie die histologische Kontrolle zeigt, ist es der äussere Teil der Epidermiszellen distal vom Kern, der erneuert wird. In der abgestossenen Rücken- und Kopfhaut erkennt man den Kolben und Rhinophoren ent-

sprechende Löcher: offenbar werden die Kolben nicht oder jedenfalls nicht gleichzeitig gehäutet. Die Hautreste sehen schleimig aus und bestehen zur Hauptsache aus etwa 10μ langen durchsichtigen Stäbchen, die mit Vakuolen oder Körnchen gefüllt sind. Dieselben Stäbchen sind auch im Kot zu finden.

Als besondere Bildungen, die nicht allzu selten vorkommen, seien schliesslich auch Doppel- und Dreifachkolben erwähnt.

2. VERSUCHE

a) Regeneration

Versuchsbedingungen.

Die für die Regenerationsversuche günstigste Temperatur liegt zwischen 17 und 20°. Im Sommer, wenn die Wassertemperatur über 20° stieg, gingen alle Tiere, vor allem aber die operierten, rasch zugrunde. Im Kühlraum konnten dann die Schnecken zwar in gutem Zustand während längerer Zeit gehalten werden; die Regeneration setzte aber bei dieser tiefen Temperatur (14°) nicht ein.

Für schwierigere Operationen (Entfernung eines bestimmten Kolbenbezirks oder der sehr kleinen seitlichen Kolben) lähmte ich die Tiere, und zwar entweder in 7% $MgCl_2$-Lösung oder durch Zugabe einiger Tropfen einer 1%-Lösung von MS 222 (Sandoz) zum Meerwasser. Im Gegensatz zu den meisten andern Aeolidier-Arten, an denen ich Regenerationsversuche durchführte, übersteht *Trinchesia coerulea* eine kurze Behandlung (10 Min.) mit diesen Chemikalien ohne Schaden. Dennoch zog ich es vor, die meisten einfachen Operationen am ungelähmten Tier durchzuführen. Die Schnecke krümmt und kontrahiert sich im Moment der Berührung mit der Schere, kriecht aber hierauf völlig normal weiter.

Zur Entfernung der Kolben verwendete ich eine feine Pinzettenschere. Leider gelingt es bei *Trinchesia* nicht wie etwa bei *Coryphella* oder *Facelina*, die Kolben durch blosses Anfassen mit einer feinen Pinzette an der Basis abzuzwicken. Bei jenen Arten muss die Stelle des Kolbenansatzes so beschaffen sein, dass sich die Abrisstelle bei plötzlichem Verlust des Kolbens momentan verschliesst und keine Wunde entsteht. Bei *Trinchesia* (*coerulea* wie *foliata*) fehlt diese Einrichtung; wird ein Kolben abgeschnitten, so

bleibt die Schnittstelle zuerst offen, die Wunde schliesst sich aber meistens im Lauf eines halben Tages.

An *Trinchesia coerulea*, die sich für die Versuche weitaus am besten eignet, wurden folgende Operationen vorgenommen:

1. Vollständige Entfernung einzelner medianer Kolben.
2. Nur teilweise Entfernung einzelner oder sämtlicher Kolben.
3. Entfernung von Kolben bestimmter Körperbezirke, Vergleiche.
4. Vollständige Entfernung sämtlicher Kolben.

Für jeden Versuch verwendete ich mindestens zwei Exemplare. Soweit der Einfluss der Nahrung von Interesse schien, teilte ich die Versuchstiere in zwei Gruppen, von denen die einen regelmässig Futter erhielten, die andern nicht.

1. Regeneration eines einzelnen medianen Kolbens (vgl. Abb. 34).

In den ersten zwei bis drei Tagen nach der Operation findet man an Stelle des früheren Kolbens einen kleinen Höcker, der vom Rest des Lebergewebes ausgefüllt ist — bei einem „Futtertier" also olivgrüne Farbe hat — und der allmählich etwas an Grösse zunimmt. Am 4. und 5. Tag ist eine deutliche Streckung des Höckers wahrzunehmen; damit nähert sich das Regenerat der Form des fertigen Kolbens. Jetzt ist auch meistens schon ein Nesselsack vorhanden, der allerdings zunächst noch sehr klein und ganz durchsichtig und deshalb schwer zu erkennen ist. Nach etwa zehn Tagen hat der regenerierende Kolben bereits die halbe Länge des ursprünglichen III- oder IVa-Kolbens erreicht. Zwischen dem 7. und 10. Tag setzt die Pigmentierung des bis dahin nur durch die Leber grün gefärbten Kolbens ein. Zuerst tritt stets der obere gelbe Ring auf in Form einzelner hellgelber Körnchen, die in der Haut über der Grenze Leber-Nesselsack abgelagert werden. Diese ersten gelben Körner sind heller als der goldgelbe Ring fertiger Kolben; dies mag in erster Linie davon herrühren, dass das diffuse Orangepigment, das dem Gelb überlagert ist, noch vollständig fehlt. Die Struktur der gelben Körner ist aber genau die gleiche, wie sie auf Seite 493 ff für einen ausgewachsenen Kolben beschrieben wurde. Als nächstes fällt in der Leber eine Konzentration dunkelgrünen bis schwarzen Materials proximal vom gelben Ring auf — also an der späteren Blaustelle. Gleichzeitig oder wenig später er-

kennt man über dieser dunklen Stelle einzelne blaue Punkte, die je nach Lichteinfall und Kolbenstellung aufleuchten. Der Kolben wächst jetzt nicht mehr so schnell wie in den ersten Tagen. Der obere gelbe und der blaue Ring werden bald deutlicher und intensiver, während der untere gelbe Ring nach 15 Tagen meist erst durch vereinzelte gelbe Punkte angedeutet ist. Als letztes — frühestens 14 Tage nach der Operation — erscheint die Orangekomponente der äussersten Hautschicht.

Bei einem Tier, dem vom Tag der Operation an (ev. schon vorher) kein Futter dargeboten wird, verläuft der Regenerationsvorgang grundsätzlich gleich, bloss wesentlich langsamer und ohne dass die neugebildete Leber die olivgrüne Farbe annehmen würde: sie ist vollkommen farblos und durchsichtig. Der neue Nesselsack wird erst am 6. oder 7. Tag angelegt, die Pigmentierung beginnt am 12.-14. Tag, wiederum mit dem obern gelben Ring. Auch Blauvakuolen werden nach längerer Zeit gebildet; da aber der sonst durch den Leberinhalt gelieferte dunkle Grund fehlt, kommt kaum ein Blaueffekt zustande: nur ganz helle, durchscheinende Blaupunkte sind bei geeigneter Kolbenstellung und Beleuchtung zu erkennen.

2. *Nur Kolbenspitzen entfernt*

Im Zusammenhang mit der Diskussion über die Herkunft der Nematocysten haben schon frühere Autoren alle Kolbenspitzen eines Aeolidiers entfernt um nachzuprüfen, ob die Nesselsäcke neu gebildet werden, und ob sie Nematocysten enthalten, auch wenn das Tier keine oder künstlich Nahrung erhält (z.B. Cuénot 1907). Diese Versuche haben gezeigt, dass die Regeneration des Nesselsacks tatsächlich unabhängig von der Nahrungsaufnahme erfolgt, dass aber nur dann Nesselzellen im Nesselsack zu finden sind, wenn der Schnecke Hydroiden — oder bei grösseren Arten Anemonen — zur Verfügung stehen. Damit war ein weiterer Beweis dafür erbracht, dass die Nematocysten aus der Nahrung stammen.

Diese Ergebnisse fand ich bei meinen Versuchen bestätigt; im übrigen richtete sich in diesem Fall das Interesse nicht in erster Linie auf die Nesselsäcke, sondern auf die Farbringe. Wird nach Entfernung der obern Hälfte des Kolbens das fehlende Stück einfach spitzenwärts vom noch verbleibenden Stumpf angesetzt, oder wird der ganze Kolbenrest durch Streckung und entsprechende

Umorganisation des Musters in die Bildung des neuen Kolbens miteinbezogen? Mit andern Worten: ist es die Spitzenregion allein, welche die ganze Regeneration leistet — der Wundverschluss geschieht ja ohnehin dort — oder ist auch eine basale Wachstumszone daran beteiligt? Diese zweite Möglichkeit schien darum nicht ausgeschlossen, weil, wie im 1. Kapitel beschrieben wurde (S. 481), Messungen an medianen Kolben verschieden grosser Trinchesien eine Streckung des Basalteils wahrscheinlich machen. Es zeigte sich aber bei diesen Versuchen, dass in jedem Fall — ob nur der obere gelbe Ring oder dieser und der blaue zusammen entfernt wurden — der Kolben ausschliesslich distal vom untern gelben Ring ergänzt wird: Zuerst — wie beim oben beschriebenen Fall am 4. oder 5. Tag — entsteht ein kleiner durchsichtiger Nesselsack; sobald Platz vorhanden ist, erscheint ein schmaler oberer gelber Ring und später das Blau. Nie aber ist es so, dass der ursprünglich untere gelbe Ring zum obern würde.

3. *Kolben verschiedener Körperbezirke: Vergleiche (Abb. 33).*

Der Vorgang der Kolbenbildung erfolgt prinzipiell gleich, ob es sich um die natürliche Anlage im Lauf des Wachstums oder um die Regeneration eines verlorenen oder operativ entfernten Anhangs handelt. Die Reihenfolge im Auftreten von Leber, Nesselsack und Pigmentringen und die histologische Differenzierung ist dieselbe. Unterschiede bestehen aber, wie im 1. Kapitel ausführlich dargelegt wurde, hinsichtlich der Wachstumsgeschwindigkeit und der relativen Grösse der einzelnen Teile. Die Versuche, die zu diesen Schlüssen geführt haben, sollen hier kurz beschrieben werden.

1. Die Grössenzunahme eines jungen Kolbens im Lauf von 3 Wochen wurde mit derjenigen bei regenerierenden medianen Kolben verglichen (Abb. 33). Ein Exemplar war mit in Regeneration begriffenen Kolben gefunden worden; beim zweiten Exemplar wurden am Tag des Versuchsbeginns die Kolben IIIa an der Basis abgeschnitten. Ein drittes, nicht operiertes Tier diente als Vergleich (junge Kolben). Alle drei Tiere erhielten Futter. Nach 20 Tagen hatten die regenerierenden medianen Kolben eine Länge von ca. 400μ erreicht, ¾ der normalen Länge, da es Tiere von 4-5 mm waren. und es waren alle drei Pigmentringe vorhanden. Der junge Kolben sah noch gleich aus.

2. Anstatt der langen medianen wurden die kleinen seitlichen und vordersten Kolben entfernt. Als Regenerat entstand ein

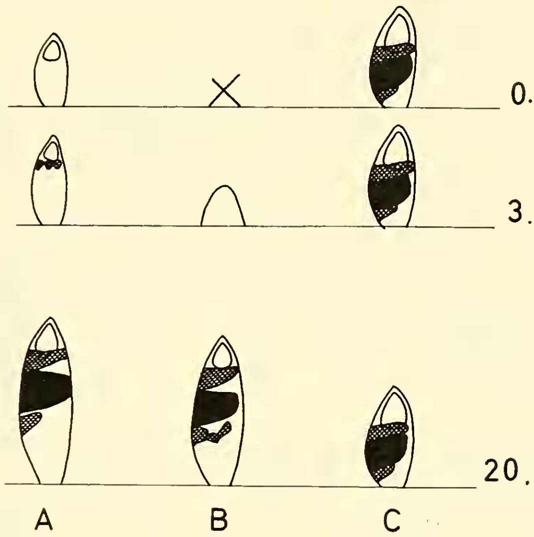


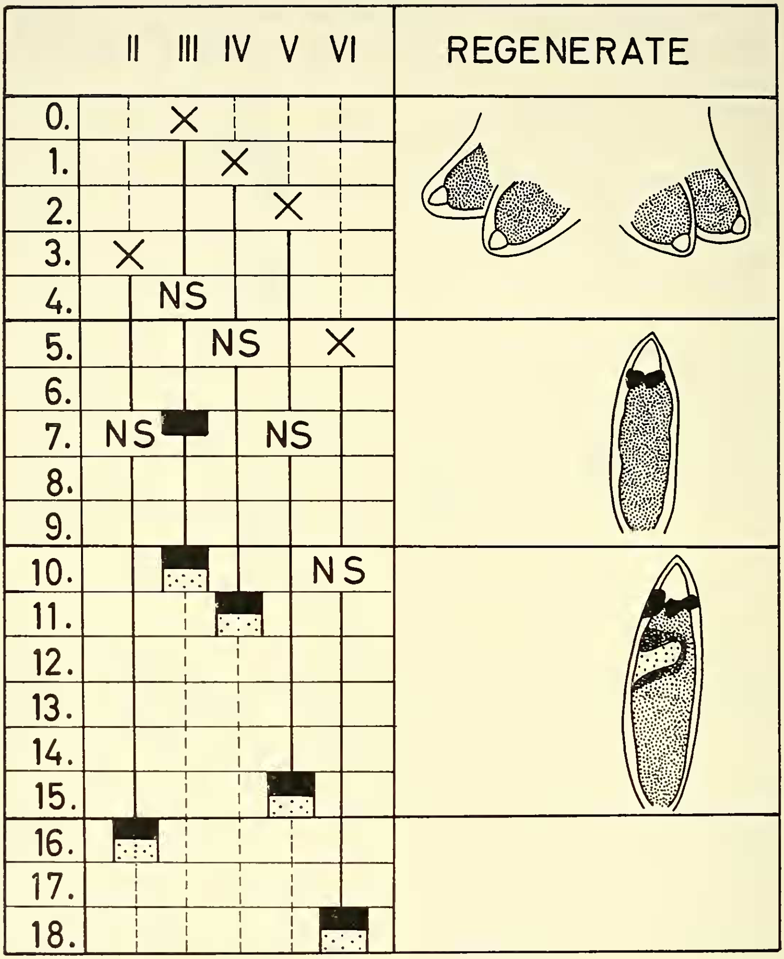
Abb. 33.

Vergleich der Wachstumsgeschwindigkeit von regenerierenden und jungen Kolben bei 3 Exemplaren gleicher Grösse.
A In Regeneration gefundener Kolben III*a*.
B Operativ entfernter Kolben III*a*.
C Natürliche Anlage I*c*.
Die Abb. zeigt das Aussehen der Kolben bei Versuchsbeginn, nach 3 und nach 20 Tagen.

Höcker mit einem im Verhältnis zu einem *a*-Kolben-Regenerat sehr grossen Nesselsack. Der Pigmentierungsvorgang war gegenüber den Dorsalkolben sehr stark verlangsamt. Im Lauf einer 14-tägigen Beobachtungszeit traten höchstens einzelne gelbe Punkte auf. Das Regenerat entwickelte sich in dieser Zeit nicht über das Stadium eines Zapfens mit grossem Nesselsack hinaus, womit ja die ursprünglichen Verhältnisse wiederhergestellt waren.

4. Regeneration sämtlicher Kolben (Abb. 34, 35).

Der oben für einen einzelnen Kolben geschilderte Vorgang der Neubildung läuft — abgesehen von zeitlichen Verschiebungen — genau gleich ab, ob einzelne Kolben eines Tiers, ganze Reihen oder alle Kolben überhaupt abgeschnitten werden. In Bezug auf den



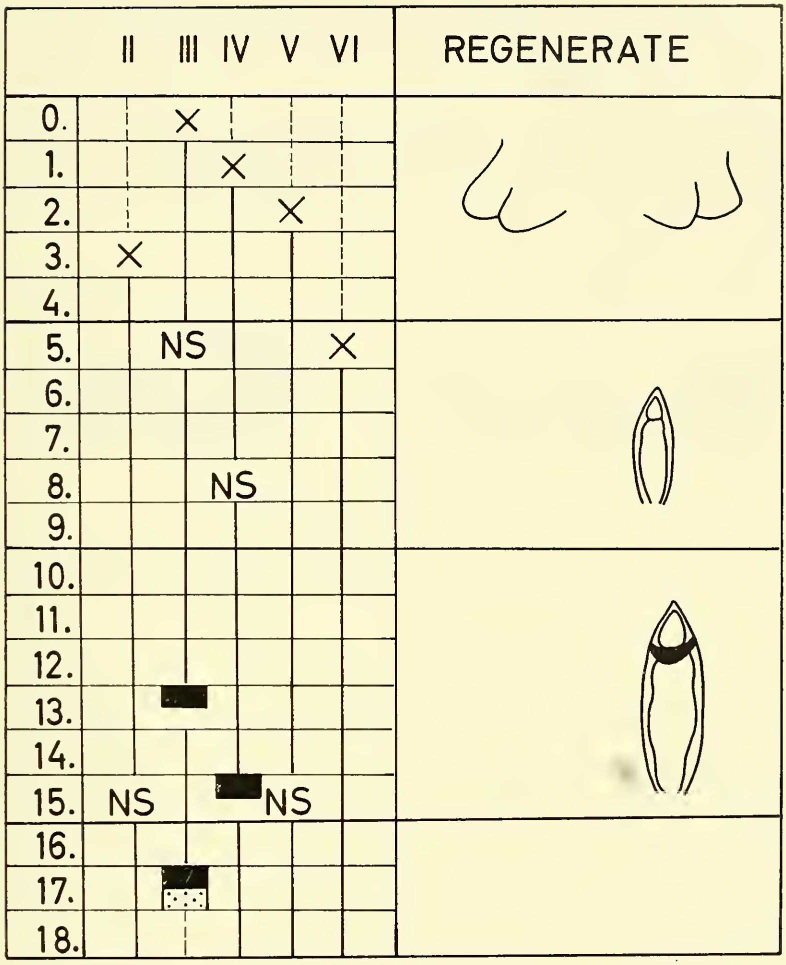
34

ABB. 34 und 35.

Regeneration sämtlicher Kolben.
34 Exemplar mit Futter.
35 ,, ohne ,,

Links in der Abb.: Zeittabelle.
Versuchstage 0—18.
X = Entfernung einer Kolbenreihe.
NS erstes Auftreten des Nesselsacks (meist nur bei *a*-Kolben).
Schwarzes Rechteck = erstes Auftreten von Gelbkörnern.
Punktiertes Rechteck = erstes Auftreten von Blau.

Rechts in der Abb.: Regenerate der Reihe III bzw. eines III*a*-Kolbens.
4, 9, 15 Tage nach Versuchsbeginn.



35

Regenerationsprozess des Einzelkolbens geben also jene Versuche, bei denen ein Tier vollständig „entkolbt“ wurde, keine neuen Tatsachen. Dagegen geben sie Aufschluss über die Frage nach der Bedeutung der Rückenanhänge für das Tier: Eine *Trinchesia*, die innerhalb von zwei Tagen, ja selbst an einem einzigen Tag innerhalb einer Viertelstunde ihre gesamten Rückenanhänge eingebüsst hat, überlebt diesen Eingriff ohne weiteres, sofern sie in frischem Meerwasser gehalten wird und die Temperatur nicht

allzu hoch ist. Bei Exemplaren, die regelmässig Futter erhalten, entstehen schon am ersten und zweiten Tag nach der Operation kleine Höcker und am 4. oder 5. Tag die ersten Nesselsäcke. Die Leber ist von Anfang an olivgrün. Reihenfolge und relative Grösse der Anlagen sind, sofern alle Kolben auf einmal entfernt wurden, dieselben wie beim Jungtier. Wurde die Operation auf mehrere Tage verteilt, so sind es die zuerst abgeschnittenen Kolben, die als erste regenerieren (Abb. 34).

Ein Tier, das während der ganzen Versuchsdauer immer frisches Futter zur Verfügung hat, bildet im Lauf von drei Wochen Rückenanhänge, die etwa drei Viertel der normalen Länge haben, und von denen zumindest die mittleren annähernd die typische Färbung aufweisen. Allerdings ist auch hier der untere gelbe Ring erst angedeutet, und das orange Pigment meist nur spärlich vorhanden. Werden während der Beobachtungsperiode einzelne der Regenerate zur Kontrolle unter dem Mikroskop erneut entfernt, so erzeugt die Schnecke an der betreffenden Stelle wiederum einen neuen Kolben.

Erstaunlicherweise sind auch jene Exemplare, die spätestens vom Tag der Operation an kein Futter mehr erhalten, dazu befähigt, in beschränktem Masse Kolben neu zu bilden; Leber und Nesselsack dieser Bildungen, welche nie mehr als die halbe Kolben-Normallänge erreichen, sind jedoch vollständig durchsichtig. Es kommt so eine fast gänzlich weisse Variante von *Trinchesia coerulea* zustande. Auch die schmalen hellgelben Pigmentringe, die nach etwa zehn Tagen über dem Nesselsack erscheinen, und vereinzelte blaue Punkte sind sehr unauffällig, weil eben der dunkle Hintergrund und Kontrast der Leber fehlt (Abb. 35).

Die grosse Regenerationsfähigkeit der Aeolidier wird in der Literatur vielfach erwähnt. Versuche an *Amphorina* (= *Trinchesia*, species?) wurden von Komori (1930) durchgeführt. Dass die zeitlichen Angaben von den unsern abweichen, ist nicht weiter verwunderlich, da die Regenerationsgeschwindigkeit von den Versuchsbedingungen abhängt (z.B. Auftreten des Nesselsacks erst nach 10 Tagen, dafür nach 15 Tagen schon wieder normaler Kolben). Tiere, die kein Futter erhielten, gingen stets nach 5 Tagen ein, unabhängig davon, ob bloss die Kolbenspitzen oder die ganzen Anhänge entfernt wurden. Die Behauptung Komoris, dass, wenn alle mittleren Cerata abgetrennt werden, die seitlichen zu langen

Kolben auswachsen, konnte bei *Trinchesia coerulea* nicht bestätigt werden.

b) Fütterungsversuche

Frisch gefangene Exemplare aus den Algen der Felsenküste haben meistens eine satt olivgrüne Leber, die im Bereich des blauen Ringes durch dunkelgrüne Vakuolen fast schwarz ge-

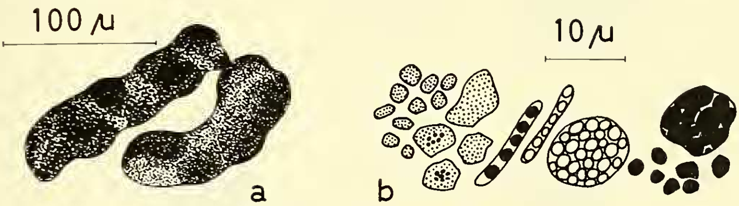


Abb. 36.

Kot von *Trinchesia coerulea.*

a) Gesamtansicht (Aehnlichkeit mit schwarzen Schollen der Leber !).
b) Einzelne Elemente des Kotes, verschiedene Brauntöne oder transparent — nicht dunkelgrün wie die Vakuolen an der Blaustelle !

färbt erscheint (Tafel). Bei regelmässiger Fütterung — alle paar Tage frische Hydroiden — behält die Leber ihre olivgrüne Farbe. Die Sertularien, die als Hauptnahrung der *Trinchesien* gelten müssen, haben, von blossem Auge betrachtet, eine hellgelbe Farbe, die zum Teil vom Periderm herrührt. Die Schnecken setzen sich auf den Zweigen fest, saugen sie aus und lassen das leere Gehäuse zurück. Der Inhalt der Futterhydroiden, der die Nahrung der Schnecke darstellt, besteht vorwiegend aus hellgrünen Körpern, ausserdem farblosen Vakuolen und braunen Klumpen. Bei täglicher Kontrolle der Schnecke stellt man etwa jeden zweiten bis dritten Tag Kotabgabe fest. Der Kot besteht aus lose zusammenhängenden schwarzbraunen Klumpen, die oft längere Zeit zwischen den Kolben hängen bleiben. Die Klumpen (Abb. 36) sind aus grünbraunen, gelbbraunen und dunkelbraunen teils strukturierten Körnern und Vakuolen zusammengesetzt und vermischt mit Zellfragmenten und denselben durchsichtigen Stäbchen, die in der abgestossenen Haut vorkommen. In einem Fall wurden im Kot ausgestossene Radulazähne gefunden. Die Aehnlichkeit der Kotballen mit den schwarzen Schollen in der Leber (Blaustelle) ist also

nur eine oberflächliche; die schwarze Farbe wird nicht durch dieselben Elemente hervorgerufen.

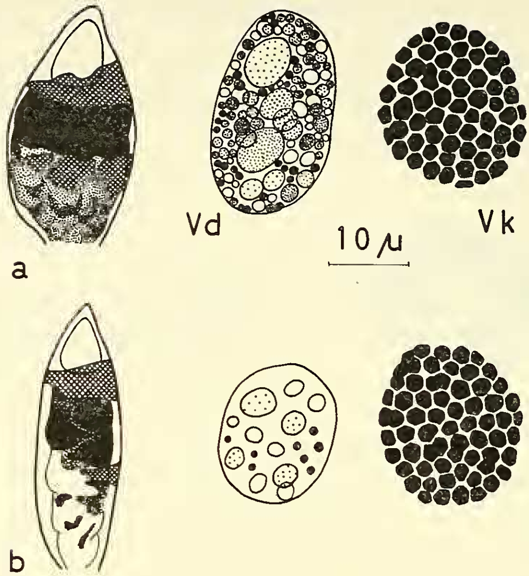


Abb. 37.

Ganze Kolben und einzelne Leberzellen.

a) Unmittelbar nach der Nahrungsaufnahme.
b) Nach 14-tägiger Fastenzeit.

Die Verdauungszellen (Mitte) sind unmittelbar nach der Nahrungsaufnahme vollgestopft mit verschiedenartigen Einschlüssen, der Kolben erscheint dadurch aufgeschwollen und intensiv grün. Nach 14 Tagen ohne Futter ist der Kolben transparent, die Verdauungszellen enthalten nur noch wenige blasse Einschlüsse.

Die Vakuolenzellen (ganz rechts) bleiben unverändert — damit auch die schwarze Färbung des Kolbens.

Wie die meisten Aeolidier kann *Trinchesia* längere Zeit — d.h. mehrere Wochen, sogar Monate — ohne Futter im Aquarium gehalten werden. Zu Beginn der Fastenperiode geben die Schnecken noch Kot ab. Die Leber wird nun immer bleicher, bis sie schliesslich mit Ausnahme der dunklen Stelle unter dem blauen Ring ganz durchsichtig ist (Tafel). Die dunklen Vakuolen in den Zellen dieses Bezirks verschwanden bei Exemplaren, die fünf Wochen lang ohne Futter blieben. bis zuletzt nicht. An der Färbung der Haut ändert sich während einer fünfwöchigen Fastenperiode nicht das geringste (Abb. 37).

Da selbst so „ausgehungerte" durchsichtige Exemplare in ihren Kolben immer noch Reserven zurückbehalten, wurde die Abhängigkeit der einzelnen Farbkomponenten von der Futteraufnahme durch Regenerationsversuche — mit und ohne Futter — geprüft.

In den Regeneraten jener Tiere, die ohne Futter alle Kolben neubilden mussten (Abb. 38a), entsteht ein Leberepithel, dessen Zellen gar nie mit zu verdauender Nahrung in Berührung gekommen sind. Bringt man ein solches Tier nach zwei- bis dreiwöchiger Versuchszeit erstmals auf Futterhydroiden, so lässt sich demnach mit Sicherheit der Anfang der Verdauungstätigkeit der Leberzellen feststellen. Man kann geradezu von einer Viertelstunde zur nächsten verfolgen, wie die grünliche Nahrungsflüssigkeit zuerst in den Magen, dann durch Muskelkontraktionen in die Leber gelangt und diese olivgrün färbt (Abb. 38b). Dasselbe geschieht, wenn man ein Versuchstier schon wenige Tage nach der Operation auf Futter setzt. Dann sind es die bis dahin durchsichtigen Höcker, die grün werden. Der Regenerationsvorgang wird dadurch merklich beschleunigt. Nach zwei Tagen sind beinahe in allen Kolben Nesselsäcke vorhanden.

Setzt man das Tier, das während ein bis zwei Tagen Futter bekommen hat, erneut einer Fastenperiode aus, so dauert es vom Zeitpunkt der letzten Mahlzeit an ungefähr sechs Tage, bis jede Spur von grün aus den Kolben verschwunden ist. Kotabgabe — und entsprechend braune Klumpen und Körner in der Leber — wurden zwei Tage nach der ersten Nahrungsaufnahme beobachtet. Bis die ersten dunkelgrünen Vakuolen auftreten, dauert es viel länger, nämlich etwa vierzehn Tage, vorausgesetzt dass das Tier während dieser Zeit immer Futter erhält (Abb. 38c). Die neugebildeten Vakuolen sind deutlich an der Blaustelle gehäuft. Wenn der dunkle Grund vorhanden ist, werden einzelne blaue Punkte sichtbar. Die Blauvakuolen können schon vorher angelegt worden sein, fallen aber über der transparenten oder hellgrünen Leber nicht auf.

Dass die grüne und auch die „schwarze" Farbe der Leber in ihrem Auftreten an das Vorhandensein von Nahrung gebunden sind, war zu erwarten. Hingegen konnte nicht vorausgesehen werden, wie es mit den Pigmenten der Haut steht. Einige gelbe Körner und Blauvakuolen werden von der Schnecke offenbar aus

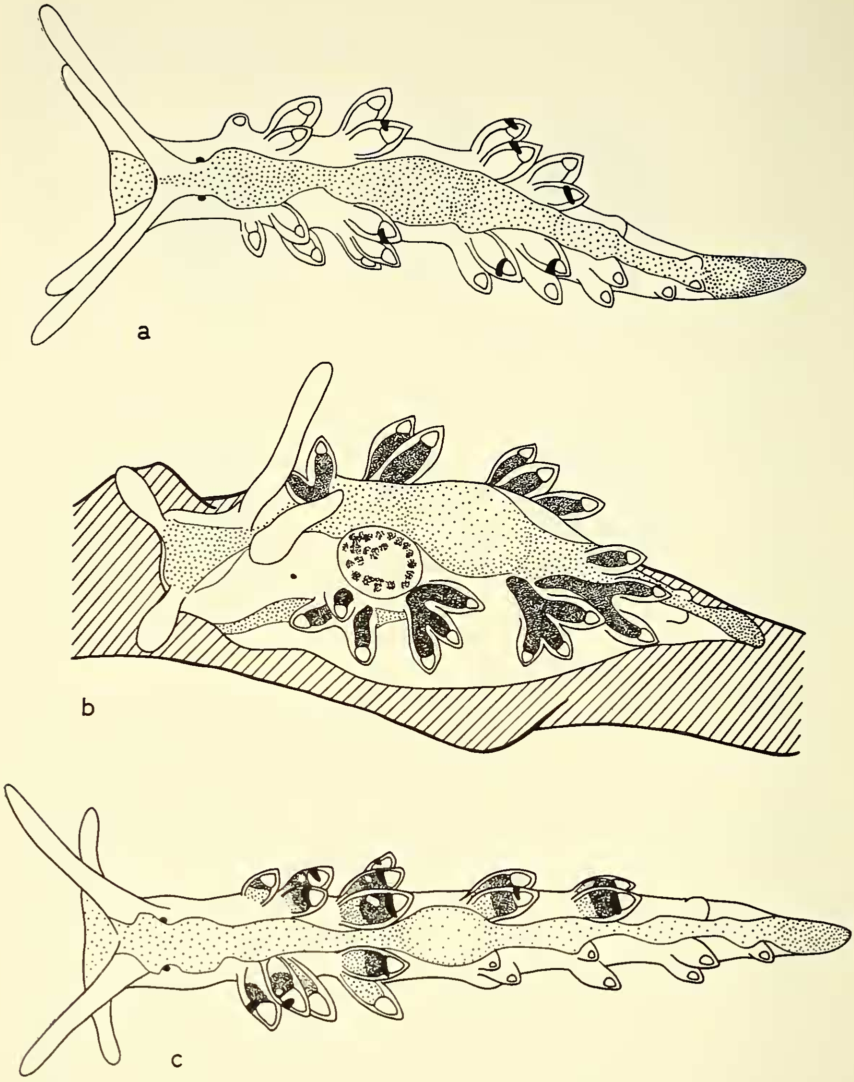


Abb. 38.

Regenerations- und Fütterungsversuch.

a) Exemplar, das in drei Wochen alle Kolben ohne Futter neu gebildet hat.
b) Dasselbe Tier zum ersten Mal auf Futter. Leber nach 3 Stunden Fressen intensiv olivgrün. Im Magen kreisen dunkelgrüne Nahrungsteilchen.
c) Nach weiteren 14 Tagen mit Futter: gelbe Ringe, Leber an Blaustelle dunkel, vereinzelte Blaupunkte.

Die Kolben IV *a*, *b* und V *a*, *b* links waren zur Kontrolle entfernt worden; hier entstanden sekundäre Regenerate.

im Körper gespeicherten Reserven neu gebildet; das Orangepigment hingegen fehlt jenen Exemplaren, bei denen alle Kolben entfernt worden sind, auch nach drei Wochen noch gänzlich.[1] Die Löslichkeitseigenschaften des Orangepigmentes legen die Vermutung nahe, dass es sich um ein Carotinoid handelt, einen Farbstoff also, der letztlich immer von Pflanzen stammt und von allen Tieren aus der Nahrung bezogen wird. Der Versuch mit *Trinchesia* gelingt nur dann eindeutig, wenn restlos alle Kolben in kurzer Zeit (innert einem bis zwei Tagen) beseitigt werden. Lässt man z.B. die vordere Kolbengruppe stehen, so findet offenbar eine Verlagerung der Orangesubstanz von den übriggebliebenen in die neu gebildeten Kolben statt, und die Regenerate weisen einen schwachen Orange-Farbton auf.

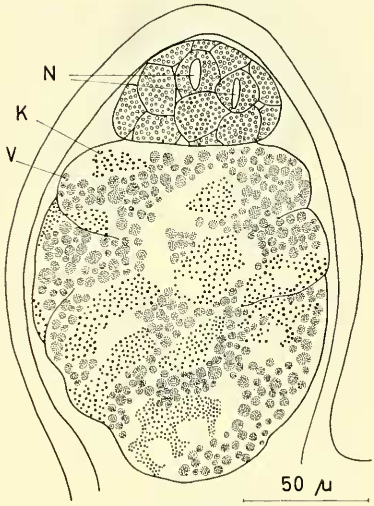


Abb. 39.
Kolben des in 38*b* abgebildeten Tiers.
Frischpräparat, vgl. Abb. 44.
K Sehr kleine dunkle Körnchen in den Vakuolenzellen.
V Verdauungszellen mit zahlreichen aus der Nahrung aufgenommenen grünen Kugeln.
N 2 Nematocysten im Nesselsack.

3. Histologie

a) Zu den Regenerationsversuchen

Da die Differenzierung der Kolbengewebe abgesehen von den ersten Phasen beim natürlich angelegten und beim regenerierenden Kolben grundsätzlich gleich verläuft, wird hier die Histologie beider Vorgänge gemeinsam behandelt.

Die Entwicklung der Rückenanhänge wurde bereits 1893 bzw. 1902 von Davenport und Krembzov beschrieben. Die Bildung eines neuen Kolbens beginnt nach Krembzov stets damit, dass sich

[1] Bei den Tieren der Vergleichsserie, die Futter erhalten, treten in der gleichen Zeit geringe Mengen Orangepigment auf.

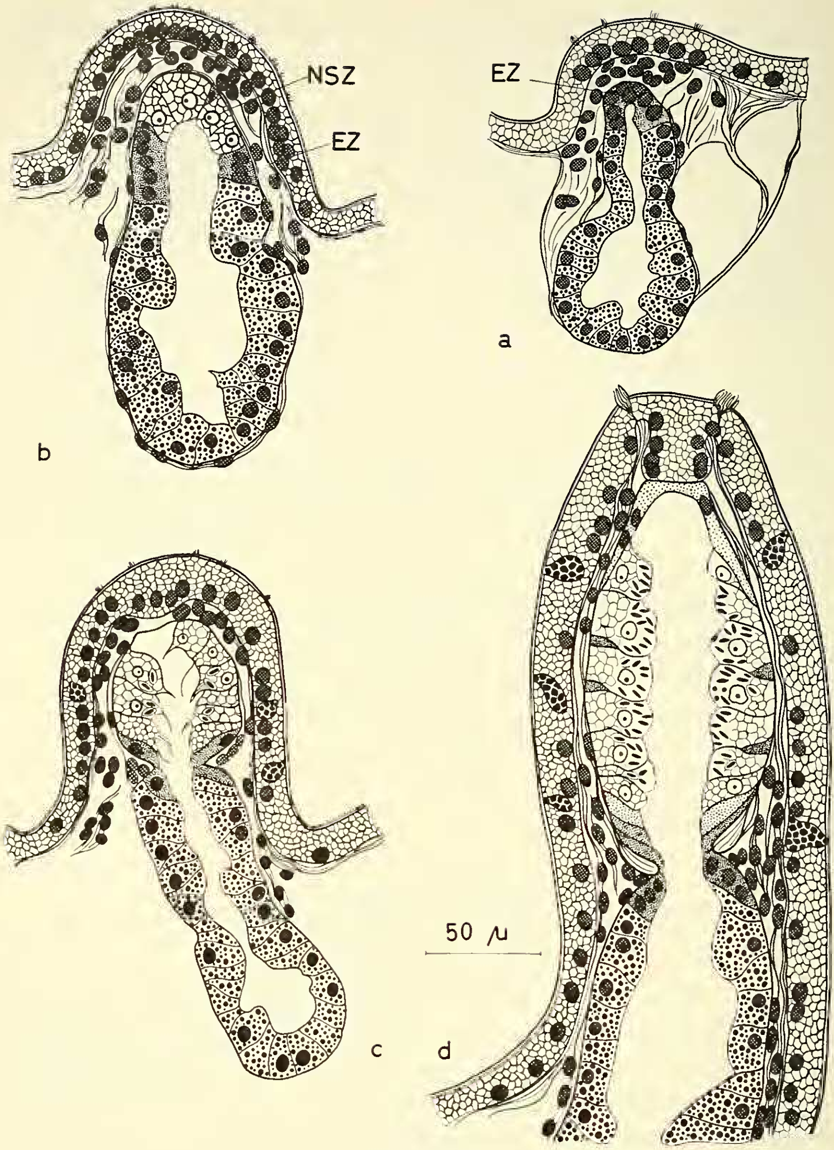


Abb. 40.

Entwicklung eines Kolbens.

a) Ectoderm-Vorwölbung. Embryonale Zellen im Leberepithel, Anhäufung von Mesenchymzellen.
b) Differenzierung der bei *a)* embryonalen Zellen zu vakuolisierten Nesselsackzellen. Späterer Nesselsack durch embryonale Zellen von Leber getrennt.
c) Junger Nesselsack bereits in Funktion. Kurzes Stück differenziertes Lebergewebe im Kolben. Drüsen und Wimpern in der Epidermis. Epidermis an der Spitze verdickt, aber noch nicht im Kontakt mit dem NS.
d) Fertig differenzierter Lateral-Kolben. Proportionen Leber-Nesselsack !

das Ectoderm des Rückens an der betreffenden Stelle — sei es im Winkel zwischen einem schon bestehenden Anhang und der Körperwand oder als Anfang einer neuen Kolben-Querreihe caudal von den vorhandenen — vorwölbt; also nicht, wie DAVENPORT behauptet hatte, mit einer Mesenchym-Anhäufung. KREMBZOV fand im Epithel der Lebergänge Zonen mit embryonalen Zellen zwischen den fertig differenzierten Drüsenzellen. Eine solche Stelle wird samt den zunächst anschliessenden Drüsenzellen in die Haut-Ausbuchtung vorgestülpt. Zwischen Ectoderm und Entoderm wandern einige Mesodermzellen ein, die sich an Ort und Stelle vermehren und zu Bindegewebe- und Muskelzellen differenzieren. Die apikal gelegenen embryonalen Zellen des Entoderms wandeln sich allmählich in Nesselsackzellen um und werden von der Leber bis auf den engen Verbindungskanal abgeschnürt; die Oeffnung nach aussen tritt — nach diesen beiden Autoren — erst später auf.

Einige Angaben über die histologische Differenzierung bei regenerierenden Kolben finden sich bei KOMORI (1930): Ectoderm und Leberepithel bilden gesondert je einen Wundverschluss. Im distalen Teil des Leberdiverticulums finden Zellteilungen statt; nach ungefähr 7 Tagen setzt die Differenzierung der neu entstandenen Zellen zu *Nematophagen* ein, nach 10 Tagen ist der regenerierte Nesselsack funktionstüchtig, nach 15 Tagen haben die Cerata ihre normale Grösse wieder erreicht. Zwischen Ectoderm und Entoderm befinden sich zu Beginn des Regenerationsprozesses viele vergrösserte Mesenchymzellen; aus diesen entsteht gleichzeitig mit der Nesselsack-Differenzierung wieder normales Bindegewebe.

Unsere Beobachtungen stimmen im wesentlichen mit denjenigen KREMBZOVS und KOMORIS überein, abgesehen davon, dass der Regenerationsprozess bei *Trinchesia coerulea* zeitlich etwas anders verlief: Schon nach 7 Tagen waren die Nesselsäcke soweit regeneriert, dass sie Nematocysten in ihren Zellen aufnehmen konnten; bis ein Kolben zu normaler Länge nachgewachsen war, dauerte es hingegen mehr als drei Wochen.

In Abbildung 40 sind einzelne Stadien der Kolbenentwicklung dargestellt. Die Beschreibungen aus der Literatur sind durch folgende Angaben zu ergänzen: Beim Nesselsack können einzelne Stufen der Zell-Differenzierung verfolgt werden (vgl. S. 514), bei der Leber dagegen ist der Uebergang von den embryonalen Zellen

des Verbindungskanals zu den fertig differenzierten Zellen sehr abrupt: das Leberepithel des jungen Kolbens hat von Anfang an die Struktur des fertigen Drüsengewebes. Es wird ja — nach den Angaben KREMBZOVS — ein Stück des fertig differenzierten Leberschlauchs in den jungen Zapfen ausgestülpt. Einen Unterschied gegenüber ausgewachsenen Kolben erkennt man nur darin, dass das Leberepithel anfangs noch gestreckt ist, ferner darin, dass zwischen den fertig differenzierten Zellen häufiger als in einem ausgewachsenen Kolben schmale embryonale Zellen liegen. An den Körnerzellen junger und vor allem regenerierender Kolben fällt auf, dass die Körner oft sehr klein sind.

Die schon äusserlich beobachteten Unterschiede in den Proportionen von Leber und Nesselsack bei medianen und seitlichen Kolben sind auch auf dem histologischen Schnitt deutlich. Die kurzen lateralen Zapfen bestehen zur Hauptsache aus einem voll entwickelten Nesselsack. Dieser zählt auf der ganzen Höhe ca. 6 Zellen, im Gegensatz zu 12-14 bei einem medianen Kolben.

Die besondere Struktur an der Spitze des Nesselsacks — nicht eine permanente Oeffnung, wie von früheren Autoren behauptet wurde — tritt verhältnismässig spät auf. Tatsächlich ist an den lebenden Tieren viel seltener eine Entleerung seitlicher Kolben zu beobachten als der medianen langen Anhänge.

Die Differenzierung der Epidermis — Ausbildung der Drüsenzellen und Wimpern — geht parallel der Entwicklung der übrigen Gewebe. Leider sind die pigmentführenden Zellen gerade in diesen Anfangsstadien sehr selten und die histologische Konservierung der Pigmentkörner ungenügend, sodass die Entstehung der Interferenzkörner und Blauvakuolen nicht verfolgt werden konnte.

b) Histologie zu den Fütterungsversuchen.

Nachdem die Auswirkungen der Futteraufnahme und Verdauung auf das Aussehen der Leber der lebenden Schnecke beschrieben worden sind, soll nun die Histologie des fixierten Gewebes ausführlicher als im 1. Teil dargestellt und im Zusammenhang mit der Verdauungsfunktion betrachtet werden. Leider konnten wegen Schwierigkeiten der Materialbeschaffung (Schnecken und Futter!) die Versuche nicht so weit ausgebaut werden, als es wünschenswert gewesen wäre.

Literatur.

Graham (1938) hat mit der Vorstellung der ältern Autoren [1], die in ihren Untersuchungen über die Molluskenleber drei, vier, ja fünf morphologisch und funktionell getrennte Zellsorten unterschieden haben, gründlich aufgeräumt. Er sagt, dass, abgesehen von gewissen Drüsenzellen, die in ihrer Funktion oft nicht eng mit dem Stoffwechsel verknüpft sind, überhaupt nur eine Art von Zellen vorkommt. Diese *Digestive Cells* sind es, die nacheinander alle vom Leberepithel bekannten Funktionen ausüben: Produktion und Sekretion von Fermenten, Absorption flüssiger und Phagocytose fester Nahrungsbestandteile, intrazelluläre Verdauung, sowie schliesslich die Ausscheidung unverdaulicher Reste in Form von Vakuolen oder Körnern. Wenn auf einem Schnitt Zellen von verschiedenartigem Aussehen vorkommen, so bedeutet das also nicht, dass mehrere histologisch getrennte Typen von Zellen vorliegen, sondern verschiedene Funktionszustände ein und derselben Zellart. Die Reduktion der Zahl der Zellsorten im Leberepithel bringt nach Graham die Verhältnisse bei Aeolidiern in weitgehende Uebereinstimmung mit dem, was von andern Mollusken bekannt ist. [2] Diesen Angaben stehen andere, zum Teil neuere Untersuchungen gegenüber. [3] Nach den Beobachtungen dieser Autoren werden „Exkret"-Vakuolen in besondern Zellen gebildet, die sich von den Verdauungszellen sowohl durch ihre Form und Grösse (pyramidenförmig statt keulenförmig, z.B. 40μ statt 75μ) als auch durch ihren Funktionsrhythmus unterscheiden. Ob die Bezeichnung „Exkretionszellen" zutreffend ist, hängt von der Definition des Begriffes ab. Forrest (1953) möchte den Ausdruck *Exkretion* für die Ausscheidung stickstoffhaltiger, dem Blut entnommener Substanzen durch ein Exkretionsorgan reserviert haben und schlägt für die Tätigkeit der Leber den Begriff *Egestion* vor.

Bei manchen Opisthobranchiern kommen aber zwei Prozesse vor, die beide die Abgabe von Stoffwechselendprodukten in irgendeiner Form zum Ziel haben, und die wohl auch begrifflich von-

---

[1] Barfurth (1883/85), Frenzel (1885), Cuénot (1892/1907), Hecht (1896), Enriques (1902).

[2] Dakin (Buccinum, 1912), Crofts (Haliotis, 1929), Graham (Patella, 1932), Howells (Cymbulia, 1936), Fretter (Chiton, 1937). Publikationsorte siehe Graham.

[3] Rousseau (1936), Howells (1936), Millott (1937), Fretter (1939, 1941), Howells (1942), Evans (1953), Forrest (1953).

einander zu trennen sind. Bei den von FRETTER (1939) untersuchten Tectibranchiern (*Haminaea*, *Scaphander*, *Philine*, *Actaeon*) zum Beispiel finden sich erstens in den Verdauungszellen Granula, die Abfälle des Verdauungsvorgangs darstellen und ins Darmlumen ausgestossen werden. Daneben gibt es eine oder sogar zwei Sorten besonderer *Exkretionszellen*, die nicht nur den benachbarten Verdauungszellen, sondern auch dem Blut Abbauprodukte entziehen, die daraus Vakuolen bilden und diese gleichfalls ins Darmlumen abgeben. Injektionsversuche, die ROUSSEAU (1936) an *Aeolidina glauca* durchführte, deuten darauf hin, dass seine *cellules vacuolaires* ebenfalls aus der Körperflüssigkeit Exkretstoffe aufnehmen. Mittels histochemischer Methoden hat er nachgewiesen, dass die Einschlüsse der Vakuolen hauptsächlich aus Lipoidsubstanzen bestehen. Die Bildung der Einschlüsse ist unabhängig vom übrigen Verdauungszyklus, und die Ausscheidung hört auch im Hungerzustand nicht auf. ROUSSEAU führt dies darauf zurück, dass diese Stoffe dem endogenen Stoffwechsel angehören. Von Abfallprodukten, die in den Verdauungszellen auftreten würden, ist hingegen bei ROUSSEAU nicht die Rede. GRAHAM anderseits, der die Arbeit ROUSSEAUS nicht kannte, bezeichnet die Körner in den Verdauungszellen als *faecal in nature* und bemerkt dazu, dass sie vielleicht *a certain amount of true excretory matter* enthalten. Er nennt aber keine den *cellules vacuolaires* entsprechenden Zellen, obwohl die von GRAHAM untersuchte *Aeolidina alderi* zur selben Gattung gehört wie ROUSSEAUS Objekt, *Aeolidiella* (oder *Aeolidina*) *glauca*.

Die Diskussion um die Ausscheidungsfunktion der Leber ist darum von besonderer Bedeutung, weil es gerade diese Exkretionsvakuolen oder Körner sind, welche die Leber vieler Aeolidierkolben leuchtend rot, gelb oder rotbraun färben, weil sie es auch sind, die bei *Trinchesia coerulea* den dunklen Grund für den Blaueffekt liefern.

Eigene Untersuchungen

Im Laufe meiner bisherigen Darstellung habe ich zwei Zelltypen unterschieden, Verdauungs- und Vakuolenzellen. Die beiden Zellsorten sollen zunächst getrennt besprochen werden. Am Schluss wird die Frage zu prüfen sein, ob *Verdauungszellen* und *Vakuolenzellen* in Wirklichkeit zwei Phasen ein und derselben Zelle darstellen (GRAHAM), oder ob es sich tatsächlich um zwei histologisch wie funktionell verschiedene Zellarten handelt (ROUSSEAU).

1. Verdauungszellen.

Die Verdauungszellen eines Tieres, das weder lange Zeit gefastet, noch unmittelbar vor der Fixierung gefressen hat, weisen im distalen Teil kleine Granuala auf, die bei Prenant-Färbung grauschwarz erscheinen. Das umgebende Plasma hat eine grünliche Farbe, ähnlich der Flüssigkeit, die sich in den Lebergängen vor allem des Körpers und im Magen befindet. In Uebereinstimmung mit GRAHAM und ROUSSEAU werden die kleinen Granula als Fermentkörner gedeutet. Die Fermente gelangen ins Lumen der Leber und durch die Kanäle in den Magen, indem der distale Zellteil abgeschnürt und der Inhalt der Granula wahrscheinlich verflüssigt wird (Abb. 41). Der Kern der Verdauungszellen liegt in diesem Stadium häufig im Keulenteil der Zelle, wird aber bei der Abschnürung der Sekretionsprodukte nicht auch abgestossen. Zwei Drittel jeder Verdauungszelle — proximal von den Fermentkörnern — sind ausgefüllt von den schon erwähnten Kugeln verschiedener Grösse. Jede dieser Kugeln ist in einer Vakuole eingeschlossen, was allerdings nicht überall gleich deutlich ist.

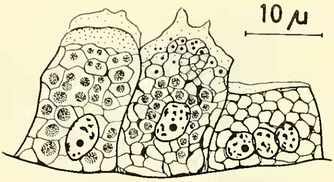


ABB. 41.

Ferment-Sekretion durch Verdauungszellen. Helly/Prenant.

In der mittleren Zelle im distalen Teil Fermentgranula, auf beiden Zellen links Belag von Flüssigkeit: Fermentabsonderung im Gange. Rechts Zellen, deren distaler Teil bereits abgestossen ist.

Ausser diesen mit Hämalaun/Benzopurpurin rosa bis violett gefärbten Einschlüssen der Nahrungsvakuolen enthalten die Verdauungszellen bei einem „Futtertier" oft auch von Hämalaun nicht angefärbte braune oder gelbbraune Körnchen von runder oder ovaler Form, die zu grossen Kugeln zusammengeballt oder einzeln vorhanden sein können (Abb. 42a). Körner und Klumpen dieser Art sind frei im Enddarm und im Kot zu finden. Es sind die von Graham beschriebenen *waste products*, die allerdings nie in so grosser Menge auftreten, dass sie, wie er sagt, die ganzen Zellen ausfüllen und andere histologische Einzelheiten verdecken würden. Dass der Hauptanteil des Kotes tatsächlich aus den Verdauungszellen stammt, und nicht etwa aus den Vakuolenzellen, beweisen Schnitte, die nach Carnoy-Fixierung mit Azan gefärbt wurden:

Die Körner der Vakuolenzellen haben ihre übliche gelbbraune Farbe, während sowohl die Körnchen und Klumpen der Verdauungszellen als auch jene im Enddarm in gleicher Weise stark rot gefärbt sind.

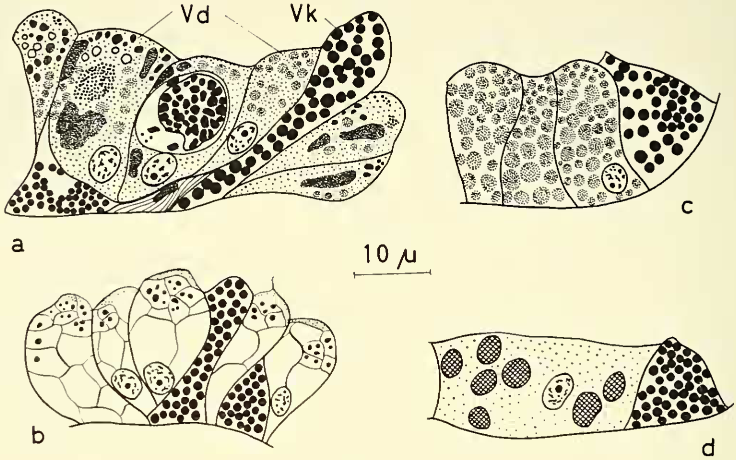


Abb. 42.

Verdauungszellen in 4 verschiedenen Phasen.

a) Exemplar, das regelmässig Futter erhält: In den Verdauungszellen gleichzeitig aufgenommene Nahrungsteilchen und Abfallkörner, einzeln oder in Klumpen. Bouin/Hämalaun.
b) Leberepithel desselben Tiers nach 5 Tagen Fasten: Die Verdauungszellen enthalten nur noch Abfallkörner. Bouin/Hämalaun.
c) Anderes Exemplar in „vollgefressenem" Zustand, d. h. unmittelbar nach Nahrungsaufnahme fixiert: die Verdauungszellen sind dicht gefüllt mit stark rosa gefärbten Nahrungskugeln. Bouin/PAS.
d) Leberepithel nach 1-monatiger Fastenperiode: Verdauungszellen sehr niedrig, Plasma hell und ohne sichtbare Struktur, viele Kerne dunkelviolett gefärbt. Bouin/PAS.

Die Vakuolenzellen sehen in allen 4 Stadien gleich aus.

Da ein Tier, dem dauernd Futter zur Verfügung steht, mit der Nahrungsaufnahme nicht wartet, bis eine Mahlzeit verdaut und der Kot ausgestossen ist, erklärt es sich, dass in den Verdauungszellen gleichzeitig frisch absorbierte Nahrung und Abfallkörner vorkommen (Abb. 42a). Um möglichst vergleichbare Daten zu erhalten, fixierte ich jeweils nur einzelne Kolben der Versuchstiere, und zwar in Abständen von 5 Tagen von Exemplaren, die dauernd Futter erhielten, und von andern, die keines bekamen. Fünf Tage

nach der ersten Kontrolle sind die Kolben des „Futtertiers" im Prinzip unverändert; diejenigen des „Hungertiers" dagegen weisen nur noch wenige blass gefärbte Nahrungskugeln auf in den Verdauungszellen. Ein solches Tier ist ja auch äusserlich nicht mehr grün, sondern blass; die frischen Zellen enthalten wenige schwach grünliche oder farblose Vakuolen. Nach zehn Tagen schliesslich besteht das Plasma der Verdauungszellen beim Hungertier nur noch aus einem Netz von Vakuolen ohne Einschlüsse. Abfallkörner können allerdings nach fünf und auch noch nach zehn Tagen vorhanden sein (Abb. 42b).

In Abbildungen 42c und 42d sind zwei extreme Zustände des Leberepithels dargestellt: bei 42c sind die Zellen so sehr mit eben aufgenommenen Nahrungsteilchen vollgestopft, dass sie anstatt der typischen Keulenform fast zylindrisch geworden sind. Diese Nahrungsteilchen sind es, die dem lebenden Tier in „vollgefressenem" Zustand die intensiv grüne Farbe verleihen. 42d ist ein Stück des Leberepithels eines Tiers, das während eines Monats nichts gefressen hat: die Zellen sind sehr niedrig, im Plasma ist keine Struktur mehr zu erkennen, viele Kerne sind dunkelviolett gefärbt. Die Vakuolenzellen dagegen sind unverändert.

Die verschiedenen Aspekte, welche die Verdauungszellen bei verschieden behandelten Tieren bieten, stellen klar einzelne Phasen eines Funktionszyklus dar. Unter Berücksichtigung der am lebenden Tier gemachten Beobachtungen lässt sich daraus in groben Zügen der Ablauf des Verdauungsvorgangs ableiten. Nirgends in diesem Zyklus kommen aber die Vakuolenzellen vor.

2. *Vakuolenzellen.*

Es wurde schon gesagt, dass nach einer einmonatigen Hungerperiode die schwarze Färbung der Leber unter dem blauen Ring nicht verschwindet, auch wenn im übrigen die Leber vollkommen durchsichtig ist. Wie die Schnitte zeigen, durchlaufen auch die Vakuolenzellen verschiedene Phasen; diese sind jedoch nicht von der Nahrungsaufnahme abhängig, jedenfalls nicht direkt. Deshalb ist es viel schwieriger, ja mit unsern Methoden überhaupt unmöglich, einen Anfangspunkt des Zyklus und von diesem aus die Reihenfolge der einzelnen Stadien zu bestimmen. Die Beschreibung, die im ersten Teil von den Vakuolenzellen gegeben wurde, ist durch folgende Angaben zu ergänzen (Abb. 43):

Nicht alle Zellen reichen mit ihrer Spitze bis ins Lumen der Leber; ja es ist gerade eines ihrer Kennzeichen, dass sie als flache Dreiecke (im Schnitt) der äussern Wand anliegen, ausserhalb der

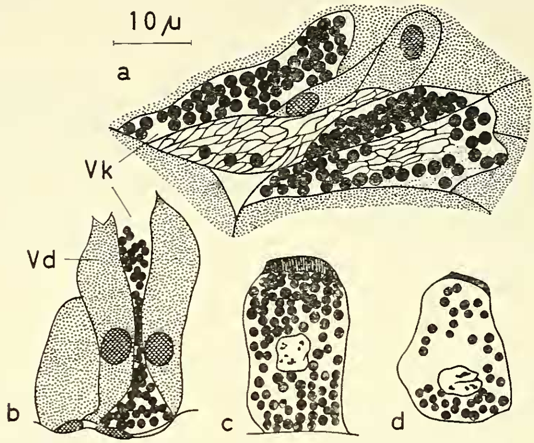


Abb. 43.

Vakuolenzellen (oder Körnerzellen) in verschiedenen Aspekten. Bouin/PAS.
a) Entlang den Leberfalten liegende flachgedrückte Zellen. Stellenweise wird ein grobes Plasmanetz sichtbar.
b) Ausscheidung der Körner ins Darmlumen.
c), d) Zellen mit hellem Kern von gelappter Form und Schleimschicht (?) auf der gegen das Lumen gerichteten Grenzfläche.

keulen- oder zylinderförmigen Zellen. Bei manchen Exemplaren finden sich ausserdem entlang den Falten des Leberepithels Vakuolenzellen, die so langgestreckt sind, dass nur gerade eine oder zwei Reihen von Vakuolen übereinander Platz haben; meist befindet sich dann an der Faltenspitze zwischen den Verdauungszellen eine keulenförmige mit Vakuolen dicht gefüllte Zelle (vgl. Abb. 29, S. 522).

Jene Vakuolenzellen, die mit der Innenfläche ans Lumen grenzen, tragen oft eine ca. 1,5µ breite Schicht von Schleim (?), die sich mit Hämalaun/Benzopurpurin und PAS rosa färbt. Zellen dieser Art weisen meist im Zentrum leere Stellen auf, wo das Plasma-Netz und der gelappte Kern sichtbar werden (Abb. 43c, d).

Von prall mit gelbbraunen Körnern gefüllten bis zu beinahe entleerten Zellen gibt es alle Uebergänge. Flachgedrückte Zellen die sich an der Umbiegungsstelle zu einer Falte, entlang den Falten

und manchmal auch sehr schmal zwischen den Verdauungszellen finden, zeigen mit ihrem stark färbbaren, grob vakuolisierten Plasma und namentlich dem dunklen, strukturlosen Kern Anzeichen von Degeneration (Abb. 29). Ob sie als Ueberreste entleerter Vakuolenzellen anzusehen sind, kann nicht mit Sicherheit entschieden werden.

Die Grösse der Körner schwankt, wie schon gesagt wurde, zwischen 1 und 2μ. Daneben gibt es Zellen, die hinsichtlich Form, Plasmastruktur und Kern gleich gebaut sind wie die typischen Vakuolenzellen, die aber viel kleinere Körnchen von weniger als 1μ Durchmesser enthalten. Von beiden Zelltypen findet man Stadien, in denen die gegen das Lumen gerichtete Zellgrenze nicht vorhanden ist, von denen deshalb anzunehmen ist, dass sie eine Phase der Ausstossung von Körnern darstellen (Abb. 43b). Nie aber trifft man, wie dies bei den Abfallkörnern der Verdauungszellen der Fall ist, Haufen von solchen gelbbraunen Körnern im Kot. Es ist denkbar, dass immer nur aus einzelnen Zellen Körner frei werden und diese relativ wenigen gleichmässig geformten Körner in der Masse unregelmässiger Kotbestandteile nicht mehr auffallen.

Regenerations-Exemplare

Das Leberepithel im Kolben eines Tiers, das ohne Futter seine sämtlichen Rückenanhänge bis zu einem gewissen Grad neugebildet hat, stellt sozusagen den Anfangspunkt des Funktionszyklus sowohl der Verdauungs- wie der Vakuolenzellen dar. Schon in diesem freilich sehr „leer“ anmutenden Epithel sind zwei Sorten von Zellen zu unterscheiden (Abb. 44a, b): Die späteren *Verdauungszellen* besitzen ein vakuolisiertes Plasma ohne jegliche Einschlüsse; sie gleichen den Verdauungszellen eines Exemplars, das während mehrerer Wochen gefastet hat. Die *Vakuolenzellen* sind viel seltener, das Plasma bildet ebenfalls ein lockeres Netz von Vakuolen, in dessen Fächern sich aber kleine gelbe Körnchen (DM $< 1\mu$) befinden. Auch wenn bloss einzelne Kolben regeneriert werden und das Tier Futter erhält, sind die Einschlüsse der ersten Vakuolen immer sehr klein.

Lässt man ein Tier, das ohne Futter alle Kolben neugebildet hat, vor der Fixierung noch ausgiebig fressen, so sind die Verdauungszellen auf den Schnitten nicht mehr leer, sondern ge-

füllt mit den schon beschriebenen Kugeln (Abb. 39, 44c). An den *Körnerzellen* hingegen hat sich nach dieser kurzen Futter-Zeit (max. 1 Tag) noch nichts verändert; erst vierzehn Tage später, wenn auch am lebenden Tier die dunklen Stellen sichtbar sind,

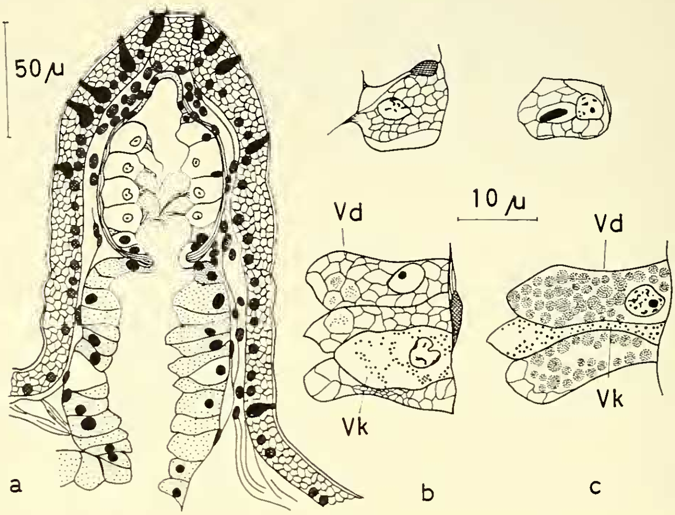


Abb. 44.

Struktur von Leber und Nesselsack bei Regeneration sämtlicher Kolben.

a) Ohne Futter in drei Wochen regenerierter Kolben (entspricht 38*a*).

b) Einzelne Zellen des Leberepithels und des Nesselsacks von *a)*. In der Leber sind Vakuolenzellen (mit feinen Körnchen) und Verdauungszellen (mit leeren Vakuolen) zu unterscheiden.

c) Zellen des Leberepithels und Nesselsacks nach dreistündiger Mahlzeit (entspricht 38*b* und 39).
In den Verdauungszellen viele Nahrungskugeln.
Vakuolenzellen unverändert.
Im Nesselsack einige Nematocysten.

treten im Schnittbild die üblichen Vakuolenzellen mit grösseren Körnern auf.

3. Andere Zellen.

Bei der Leber ist die Bildung neuer Zellen nicht auf die Zone des Verbindungskanals zum Nesselsack beschränkt, sondern auch zwischen den voll funktionstüchtigen Verdauungszellen kommen gelegentlich Mitosestadien und sehr schmale Zellen vor, die keine besondere Differenzierung aufweisen (Abb. 29). Das Vorhanden-

sein dieser embryonalen Zellen mitten im fertig differenzierten Drüsenepithel wurde oft diskutiert und in Frage gestellt: bald werden sie tatsächlich als embryonal gebliebene *Ersatzzellen*, bald als Ruhestadien von fermentbildenden Zellen gedeutet.

4. *Diskussion.*

Soweit unsere Darstellung die Verdauungszellen betrifft, stimmt sie mit den Angaben Grahams für *Cratena* (= *Trinchesia*) und *Aeolidina* überein, abgesehen von dem einen Punkt, dass die Ablagerung von Ausscheidungsprodukten in den Verdauungszellen nie das von ihm beschriebene Ausmass erreicht.

Neben den Verdauungszellen kommt aber im Leberepithel von *Trinchesia* eine zweite Art von Zellen vor, die nicht mit den Kalkzellen Grahams identisch sein kann. Verschiedene Beobachtungen sprechen dafür, dass es sich bei den Verdauungs- bzw. Vakuolen- (oder Körner-) Zellen genannten Elementen tatsächlich um zwei zwar nicht morphologisch (d.h. Form und Verteilung), wohl aber histologisch und funktionell getrennte Bestandteile des Leberepithels handelt.

1. Durch Fütterungsversuche lässt sich für die Verdauungszellen ein Funktionszyklus nachweisen, der die folgenden Phasen umfasst: Fermentsekretion, Absorption, Verdauung bzw. Speicherung der Nahrung, Ansammlung und Ausscheidung von Abfallprodukten. Die Vakuolenzellen sind an diesem Zyklus nicht beteiligt.

2. Auch die Vakuolenzellen kommen in verschiedenen Funktionszuständen vor. Es wurden aber keine Stadien gefunden, die den Uebergang von einer Verdauungs- zu einer Vakuolenzelle bewiesen hätten.

3. Schon im eben erst differenzierten und noch nicht funktionierenden Leberepithel eines Regenerationskolbens (bei Regeneration ohne Futter) lassen sich histologisch die zwei Zellsorten unterscheiden.

4. Der genaue Vergleich der Einschlüsse der Vakuolenzellen, der Abfallkörner in den Verdauungszellen und der Elemente des Kotes beim lebenden wie beim fixierten Tier zeigt, dass die dunkelgrünen bzw. gelbbraunen Körner etwas anderes sind als die Körner

in den Verdauungszellen und sicher nicht den Hauptanteil des Kotes ausmachen.

Diese letzte Feststellung erklärt vielleicht, warum GRAHAM bei *Cratena* nur eine einzige Art von Zellen beschrieben hat: Das frische Lebergewebe wurde von ihm nicht untersucht; auf den Schnitten sehen aber bei den meisten Färbungen die Körner der Vakuolenzellen und jene der Verdauungszellen sehr ähnlich aus. Zudem kann die besondere Anordnung der beiden Zellarten (S. 523) den Eindruck erwecken, als ob eine Zelle im distalen Teil Ferment-Granula, in der Mitte Nahrungsteilchen und basal gelbbraune Körner enthalte. Erst wenn man die Zellgrenzen genau verfolgt, erkennt man, dass immer zwei verschiedene Zellen vorliegen. Bei der Abbildung GRAHAMS sind die Zellgrenzen nicht eingezeichnet.

Es liegt nahe, die Vakuolenzellen mit den *cellules vacuolaires* ROUSSEAUS, mit dem einen oder andern Typ von *Excretory Cells* bei *Tectibranchiern* (FRETTER 1939) gleichzusetzen. Eindeutige Beweise, dass die Vakuolenzellen tatsächlich eine Exkretionsfunktion ausüben, liegen aber in unserm Fall nicht vor. Eine Uebereinstimmung mit den Ergebnissen ROUSSEAUS besteht in folgenden Punkten:

1. Die Körner sind nach Fixierung mit Osmiumlösungen schwarz. Nach ROUSSEAU bestehen die Einschlüsse seiner Vakuolenzellen aus Lipoidsubstanzen. Die Schwärzung durch Osmium-Tetroxyd ist allerdings nicht eine sehr charakteristische Reaktion für Fette.

2. Der Körnergehalt der Zellen wird auch bei langen Fastenperioden nicht vermindert. Dies erklärt ROUSSEAU damit, dass die Bildung von Exkretvakuolen eine Angelegenheit des endogenen Stoffwechsels sei. In diesem Zusammenhang ist besonders darauf hinzuweisen, dass bei Exemplaren, die ohne Futter sämtliche Kolben regeneriert haben, vereinzelte Vakuolenzellen mit sehr kleinen Körnchen vorkommen.

ZUSAMMENFASSUNG

Die Rückenanhänge der Aeolidier haben entsprechend ihrem Aufbau aus Leber-, Blut- und Hautgewebe gewisse physiologische Funktionen zu erfüllen — Atmung und Verdauung bzw. Aus-

scheidung. Zugleich sind sie die Träger der Färbung. Ueber die Beziehungen, die zwischen diesen beiden Rollen bestehen, können auf Grund der hier beschriebenen Beobachtungen folgende Aussagen gemacht werden:

1. Die Kolben sind, wie der Versuch der „Total-Amputation“ zeigte, nicht absolut lebensnotwendig für die Schnecke; ihre Bedeutung für die Atmung darf also nicht überschätzt werden.

2. Zur Erfüllung der physiologischen Aufgaben ist demnach die grosse Zahl von Rückenanhängen nicht unbedingt erforderlich. Vorgänge wie die Ausscheidung von Nesselsackzellen oder die Abschnürung von Kolben spielen sich nie an sämtlichen Kolben gleichzeitig ab; in dieser Beziehung sind die Cerata weitgehend unabhängig voneinander.

3. Es besteht eine ausgesprochen starke Tendenz, verlorene Kolben zu ersetzen. Bei der Regeneration werden nicht nur Leber und Nesselsack, sondern — nach Möglichkeit — auch das Farbmuster neu gebildet, und zwar in der für jeden Kolben typischen Art und Weise (Feldwirkung!) und in derselben Reihenfolge wie bei natürlichen Anlagen.

4. Die einzelnen Farbkomponenten sind in verschieden hohem Mass von der Nahrungsaufnahme abhängig. Gelbe Körner und Blauvakuolen können von der Schnecke erzeugt werden, selbst wenn sie kein Futter erhält (auch bei Entfernung aller Kolben). Das Orangepigment — oder eine Vorstufe desselben — wird aus der Nahrung bezogen und fehlt folglich den Tieren, die ohne Futter alle Kolben regenerieren. Aehnliches gilt für die Schwarzkomponente der Leber. Beide Farbstoffe verschwinden, wenn sie einmal vorhanden sind, auch während langer Fastenperioden nicht. Im Gegensatz dazu verändert sich der olivgrüne Anteil der Leber je nach dem Fütterungszustand.

5. Besonders eingehend wurde die — in der Literatur umstrittene — Frage geprüft, ob in der Leber zwei verschiedene Zellsorten vorkommen. Wir sind der Ansicht, dass *Verdauungszellen* und *Vakuolenzellen* zwei histologisch wie funktionell voneinander getrennte Zelltypen darstellen. Die physiologische Funktion der Verdauungszellen ist in groben Zügen bekannt; über die Funktion der Vakuolenzellen im Stoffwechsel kann dagegen nichts Sicheres ausgesagt werden. Gewiss ist aber, dass diese Zellen eine

Rolle spielen für die Färbung: sie liefern den dunklen Hintergrund für die Blaufärbung; ohne diesen Hintergrund erscheinen die Blauvakuolen nur als einzelne blassblaue Punkte. Dadurch dass der dunkle Hintergrund der Blaufärbung von Zellen gebildet wird, die vom unmittelbarsten Stoffwechselgeschehen abgetrennt sind, ist eine grössere Konstanz der Blaufärbung gesichert. In der Verteilung der Vakuolenzellen auf die Kolben-Ober- und Unterseite äussert sich eine Anpassung der Leberstruktur an die bilateralsymmetrische Organisation der Kolbenfärbung.

Diese Tatsache ist für eine morphologische Interpretation der Färbung von grosser Bedeutung: Zellen, die einem Organ angehören, das zunächst eine deutlich abgegrenzte physiologische Funktion hat, erlangen sekundär eine Rolle bei der Färbung, da sie sich an einer von aussen sichtbaren Körperstelle befinden. Die Frage dieser zwei Funktionen, der physiologischen und der morphologischen, denen wir bei den Nudibranchiern immer wieder begegnen, wird im Schlusskapitel (S. 573) ausführlicher erörtert werden.

II. VERGLEICH MIT ANDERN ARTEN

Erscheinungen, wie sie von *Trinchesia coerulea* beschrieben wurden, sind auch bei andern Nudibranchier- und Saccoglossen-Arten zu finden. Aus der grossen Zahl von Schneckenformen werden hier nur einige Beispiele herausgegriffen. Die Beschreibung beschränkt sich jetzt auf einzelne besonders interessant scheinende Punkte, die mit den Verhältnissen bei *Trinchesia coerulea* verglichen werden sollen.

1. Trinchesia foliata

Trinchesia foliata wurde schon bei der Besprechung der Strukturfarben erwähnt. Der Vergleich zweier nahe verwandter Arten ist von besonderem Interesse, denn hier zeigt sich, wie stark zwei Formen, die ihrem Gesamtbauplan nach sehr ähnlich organisiert sind, gerade in der Färbung voneinander verschieden sein können. Die Elemente, aus denen das Farbmuster von *T. foliata* zusammengesetzt ist, sind weitgehend dieselben wie bei *T. coerulea:* Körner-

pigmente und fettlösliches Orangepigment in der Epidermis, Vakuolen — oder Körner — und Verdauungszellen in der Leber. Auch das Futter kann dasselbe sein, nämlich Sertularien.

Dennoch lassen sich die beiden *Trinchesia*-Arten schon von blossem Auge auf Grund der Kolbenanordnung unterscheiden: Bei *T. foliata* ist nur der hintere Körperbereich mit Kolben besetzt, die vordere Partie ist von Anhängen frei und trägt statt dessen eine weissgelb-orangefarbige Körperzeichnung (Abb. 12a auf S. 493).

Die Färbung der Kolben ist viel weniger konstant als bei *T. coerulea.* Körner vom Typus der Gelb- und Weiss-Elemente von *T. coerulea* bilden bald eine wenigstens vorn bis fast zur Basis reichende zusammenhängende Fläche, bald nur unregelmässige grössere und kleinere Flecken. Meistens ist die Kolben-Oberseite stärker pigmentiert als die Unterseite. Die Farbe dieses Hautpigmentes ist sehr variabel, der Metallglanz immer sehr ausgeprägt. Gleichmässige Verteilung von „Interferenzkörnern" verschiedener Farben ergibt Weiss, das durch die darunterliegende dunkelbraune Leber einen crèmefarbigen Ton erhält. Sind Körner einer bestimmten Sorte an einer Stelle gehäuft, so weist der Kolben dort z.B. rötliche, blaue oder gelbe Flecken auf. Bei einzelnen Exemplaren sind die Kolben fast einheitlich himmelblau gefärbt. Der gelbe Streifen im Weisspigment der Rückenzeichnung wurde bereits als besonders aufschlussreicher Fall einer Strukturfarbe angeführt (S. 497). Das Orangerot — ein diffus gelöstes, fettlösliches Pigment — umgibt den gelben Streifen in der Form eines Rhombus. Spuren davon kommen bei vielen Tieren ausserdem als mehr oder weniger vollständiger Ring an der Kolbenspitze vor, und zwar in einem vom Körnerpigment ausgesparten Raum. Nie aber sind Körner- und fettlösliches Pigment wie bei *Trinchesia coerulea* einander überlagert.

Der Nesselsack ist von aussen nicht sichtbar; er ist transparent, nicht gelblichweiss wie bei *T. coerulea.* Wie histologische Schnitte zeigen, fehlt den Nesselsackzellen die bei *T. coerulea* so charakteristische Vakuolenstruktur, die wahrscheinlich zum Teil für das opakweisse Aussehen verantwortlich ist.

Die Leber ist gewöhnlich heller oder dunkler braun, in einzelnen Fällen fast schwarz. Die dunkelbraunen Körner- oder Vakuolenzellen sind manchmal an der Kolbenbasis (die nicht von Pigment überdeckt ist) etwas zahlreicher als weiter oben, sind aber niemals

in so auffälliger Weise wie bei *T. coerulea* auf einen bestimmten Kolbenbezirk konzentriert.

T. foliata frisst offenbar, nach dem Inhalt des Nesselsacks und der Leber zu schliessen (in einem Fall symbiontische Algen!), ausser Sertularien auch andere Coelenteraten. Ein Exemplar, dessen Nesselsäcke andere als die von Sertularien bekannten Nematocysten enthielten, fiel durch die leuchtend orangerote Farbe seiner Leber auf.

2. CORYPHELLA, FACELINA, HERVIA [1]

Hier werden Vertreter verschiedener Gattungen beschrieben, die sich zwar in ihrer systematischen Stellung nicht besonders nahestehen, die aber in Bezug auf das Muster ein gemeinsames Merkmal haben. Bei allen hier genannten Formen macht die Leber einen wichtigen Teil der Färbung aus; sie hat stets einen rötlichen Ton, und die Farbe, d.h. die sie erzeugende Drüsenstruktur des Leberepithels ist fast ausschliesslich auf die Kolben beschränkt (Ausnahme z.B. die Lebergänge im Schwanz von *Coryphella*). Alle diese Arten fressen *Eudendrium* [2], rötliche Polypen, deren Entodermzellen in Vakuolen gelöst ein orangerotes Pigment enthalten. Die Pigmente in der Leber der Aeolidier sind in runden bis polygonalen Vakuolen einheitlicher Grösse (einige μ Durchmesser) lokalisiert. Diese Vakuolen sind immer heller gefärbt als diejenigen von *Eudendrium*, beide Pigmente besitzen aber dieselben Löslichkeitseigenschaften; in Wasser und verdünnten Säuren unlöslich, in Aceton, Petroläther, Alkohol etc. löslich.

Die Leber in den Kolben der beiden *Coryphella*-Arten, *C. pedata* und *C. lineata*, ist einheitlich orangerot; die Farbvakuolen sind hier gleichmässig auf die ganze Höhe des Kolbens verteilt und überall ungefähr gleich stark gefärbt. Dasselbe gilt für *Facelina punctata*; hier hat die Leber einen goldbraunen Ton.

Die Haut ist bei allen drei Formen wenig pigmentiert. Die Epidermis von *C. pedata* enthält rosafarbene Körper in lockerer Verteilung, die dem ganzen Tier eine intensiv leuchtende und doch transparente Färbung verleihen, welche die rote Leber durch-

---

[1] Es handelt sich um *Hervia costai* (n. nom.) HAEFELFINGER 1961.

[2] Für *Hervia* konnte dies nicht nachgewiesen werden, da nur ein einziges Tier vorlag und kein Futter.

scheinen lässt. Aus kleinen Plättchen zusammengesetzte teils irisierende Körner von der Art der Gelb- und Weiss-Elemente von *Trinchesia* bilden bei *C. pedata* einen weissen Ring an der Kolben-

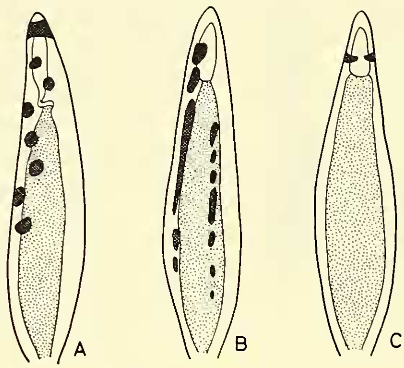


Abb. 45.
Kolben von
A *Facelina punctata*
B *Coryphella lineata*
C *Coryphella pedata*
in Seitenansicht.

spitze, bei *C. lineata* eine oder zwei weisse Längslinien — was selten ist als Zeichnung bei Aeolidier-Kolben — bei *F. punctata* gelbe Tupfen. In der Anordnung der weissen Streifen und der gelben Tupfen auf den Kolben zeigt sich dieselbe Bevorzugung der Vorderseite, wie sie schon bei *T. coerulea* festzustellen war. Die weissen Ringe von *C. pedata* dagegen sind meist nicht ganz geschlossen und beliebig orientiert, also nicht vorne breiter und deutlicher als hinten (Abb. 45).

Eine Besonderheit der Kolbenverteilung der *Coryphella*-Arten verdient erwähnt zu werden: die jüngsten caudalen Anlagen entstehen median und nicht seitlich, die Leberverzweigung dieser Kolben also als direkte Fortsetzung des unpaaren hinteren Leberastes. Erst später rücken diese Anlagen auf die eine oder andere Seite; diese Entstehungsweise hat eine versetzte Anordnung der Kolben in der Schwanzregion zur Folge.

Von *Facelina rubrovittata* wurden Exemplare zweier Grössenstufen gefunden, die in der Färbung auffällig verschieden waren. Kleine Exemplare, bis zu 8 mm, meistens aber weniger, leben in

den Algen der Uferzone. Ihre Haut ist hell, an den Kolben ist sie überhaupt transparent und lässt die rote Leber durchschimmern. Auf dem Körper verlaufen einige rote Linien, die den Namen *rubrovittata* erklären. In den Posidonien waren in den Monaten Juni und Juli grosse Exemplare (1-2 cm) von rauchgrauer Gesamtfarbe sehr zahlreich. Die Leber dieser Exemplare ist nicht leuchtend rot, sondern dunkler rötlich- oder gelb-braun und zum Teil überdeckt von in der Haut abgelagertem dunkelbraunem Pigment und zerstreuten Weisskörnern, die aussehen wie feiner Staub. Die Kolben tragen bei dieser Art keine besondere Zeichnung, statt dessen ist der Körper durch die roten Längsstriche und durch weisse Flecken verziert, die bei den grossen Exemplaren zahlreicher sind und sich gegen den dunklen Grund besser abheben als bei den jungen hellen Tieren.

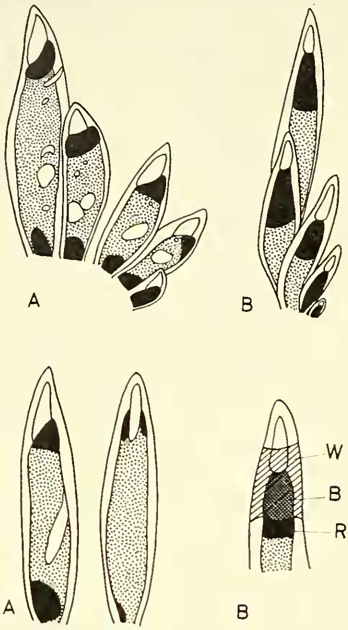


Abb. 46.

Oben: Kolbengruppe von A *Facelina drummondi*. B *Hervia costai*.

Unten: A *Facelina drummondi*, Kolben in Dorsal- und Ventralansicht. B *Hervia costai*, Kolbenspitze: Blau-Weiss-Effekt (vgl. Text). W Weiss - B. Blau - R Rot.

Facelina drummondi, *Hervia costai* und *Dondice banuylensis*[1] sind Beispiele dafür, dass die mit der Nahrung aufgenommenen Farbstoffe nicht immer gleichmässig in der Leber verteilt werden. Bei den langen medianen Kolben dieser Arten sind die Spitze und zum Teil auch die Basis intensiv rot gefärbt, wogegen der mittlere Bereich einen mehr bräunlichen, helleren Farbton hat. Die stark rote Färbung kommt dadurch zustande, dass die Zellen im distalen bzw. proximalen Kolbenteil rote, jene im mittleren Teil dagegen gelbgrüne oder ockergelbe Vakuolen enthalten. Es ist möglich, dass

[1] Portmann und Sandmeier 1960.

der Unterschied allein auf der verschieden hohen Konzentration desselben Farbstoffs beruht.

Die rote Färbung hat bei sämtlichen Kolben einer Querreihe ungefähr denselben Umfang: die kleinsten seitlichen Kolben sind folglich ganz rot gefärbt, es fehlt ein helleres Zwischenstück (Abb. 46). Bei *F. drummondi* sind die roten Vakuolenzellen auf die Dorsalseite der Kolben beschränkt. Hier begegnen wir also denselben Erscheinungen wie bei *Trinchesia coerulea:* unterschiedliche Ausbildung der medianen und seitlichen Kolben und Differenzierung der Leber in eine Dorsal- und Ventralseite. Messungen an den einzelnen Kolben, welche die Unterschiede in den Kolbenproportionen ähnlich wie bei *T. coerulea* verdeutlicht hätten, konnten wegen der grossen Beweglichkeit und Dehnbarkeit der lebenden Kolben und der starken Kontraktion bei Lähmung mit $MgCl_2$ nicht durchgeführt werden.

F. drummondi und *H. costai* gleichen sich nicht bloss in der Färbung der Leber, sondern der Kolben überhaupt: bei beiden Arten trägt die Vorderseite der grösseren Kolben einen hellblau schimmernden Fleck (bei *F. drummondi* auch mehrere), der mit der roten Leber einen starken Kontrast bildet. In beiden Fällen handelt es sich um Strukturblau. Bei *F. drummondi* treten distal vom mittleren Kolbenteil, der die Blaufärbung trägt, vereinzelte hellgelbe und weisse Punkte auf. Die Blauelemente von *Hervia* befinden sich in der Haut über der dunkelroten Spitze der Leber. Die Notwendigkeit des dunklen Hintergrundes für die Blauwirkung ist hier besonders deutlich: nur jene Stelle des gesamten Flecks erscheint jeweils blau, die gerade vor der dunklen Leber gesehen wird, während die seitlichen Randzonen weiss aussehen (Abb. 46).

Da alle hier aufgeführten Arten seltener und empfindlicher sind als *T. coerulea* stösst man bei der Durchführung von Versuchen auf erhebliche Schwierigkeiten. Einige Versuche an *Coryphella pedata* führten immerhin zu folgenden Ergebnissen:

1. Bei einem Tier, das während längerer Zeit kein Futter erhielt, wurde die Leber zusehens bleicher, bis schliesslich nach drei Wochen fast alle Orangevakuolen aus diesem Organ verschwunden waren. Die Zellen enthielten nur noch farblose und blass grünliche Vakuolen. Das Ausbleichen geht aber viel langsamer als bei *T. coerulea.*

2. Es wurden sämtliche Kolben eines Tiers entfernt, allerdings nicht auf einmal, sondern im Lauf von vier Tagen. Das Tier wurde ohne Futter gehalten. 13 Tage nach der ersten Operation wiesen die vordere und mittlere Körperhälfte kleine Regenerate auf, die vollkommen durchsichtig waren. Bei den grösseren Kolben war bereits ein Nesselsack gebildet worden. Der Schwanz, der normalerweise bei *C. pedata* sehr lang ist, war kontrahiert; hier hatte keine Regeneration stattgefunden. Nachdem das Tier während eines Tages gefressen hatte, waren in der Leber orangerote Punkte zu sehen. Das Pigment lag nicht in Form regelmässiger Vakuolen vor, sondern in unregelmässigen Klumpen, die dunkler rot als die Vakuolen waren; möglicherweise war das Pigment in dieser kurzen Zeit noch nicht verarbeitet worden. Verglichen mit der olivgrünen Komponente der Leber von *T. coerulea* gehen also bei *Coryphella* alle Veränderungen der Leberfarbe langsamer vor sich: die rote Farbe bleibt bei einer Fastenperiode länger bestehen, es braucht aber auch länger, bis sie bei der ersten Fütterung nach „Hunger-Regeneration" in ihrer normalen Form in den Kolben auftritt.

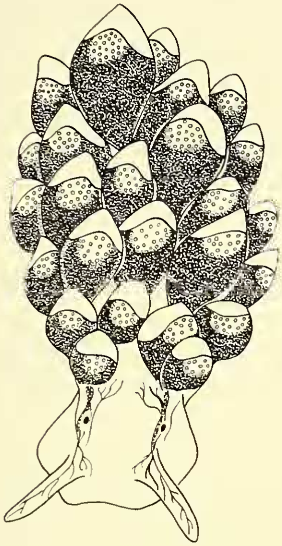
Wegen Futtermangel musste der Versuch leider abgebrochen werden. Bei *Coryphella* ist die Sterblichkeit der Tiere bei derartigen Versuchen grösser als bei *Trinchesia coerulea*.

3. Ercolania costai[1] (Abb. 47 und 48)

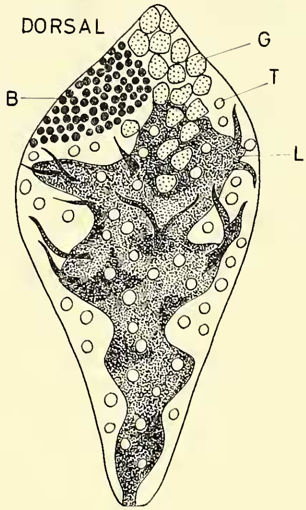
E. costai ist ein Vertreter der *Saccoglossa* mit hoch differenzierten Rückenanhängen. Der ganze Rücken ist bei normaler Stellung bedekt von beinahe kugelförmig aussehenden Kolben, die in Längsreihen angeordnet und blau, gelb und grünbraun gefärbt sind. Besondere Zellen des Zwischengewebes geben den ballonartig aufgeblasenen Gebilden die nötige Turgeszenz. An der Basis ist der Kolben sehr stark eingeschnürt; die Ansatzstelle ist so beschaffen, dass keine Wunde entsteht, wenn die Kolben plötzlich abgeworfen werden: vom Lebergang im Körper zu den baumartigen Verzweigungen der Leber im Kolben führt ein ganz enger Kanal, der von einem System von Ring- und Längsmuskeln umgeben ist. Die Haut des Kolbens wie des Körpers ist reich an einzelligen Drüsen. Dies ist ein allgemeines Merkmal der Saccoglossen; im Gegensatz

[1] Bei Pruvot 1951 erstmals beschrieben.

zu den Aeolidiern — wo ja auch Drüsenzellen vorkommen — ist das Sekret häufig nicht farblos und transparent, sondern in auffälliger Weise gefärbt. Bei *E. costai* sind solche Drüsenzellen an der Fussohle,



47



48

Abb. 47.

Ercolania costai, ganzes Tier in lebendem Zustand.

Abb. 48.

Ercolania costai, einzelner Kolben, Seitenansicht.

B Blaue Drüsenzellen.
G Gelbe Drüsenzellen.
T Transparente, farblose Drüsenzellen.
L Leber.

auf dem Kopf und den Rhinophoren und auf den Kolben als hellgelbe, hellrote und hellgrüne Punkte sichbar. Besonders grosse gelbliche Drüsenzellen sind auf die Kolbenspitze beschränkt. Proximal von der Spitze auf der etwas stärker gewölbten Vorderseite weist der Kolben eine hellblaue Färbung auf, die von einzelnen blauen Tupfen — wiederum Drüsenzellen — hervorgerufen wird. Derartige blaue Drüsenzellen kommen nur gerade an dieser Stelle vor. Bei Betrachtung im durchfallenden Licht lassen sich die blauen Zellen nicht von den andersfarbigen Drüsenzellen derselben Grösse unterscheiden: alle haben einen heller oder dunkler gelblichen

Farbton, und bei der Fixierung geht der Unterschied gänzlich verloren. Das Blau ist nichtirisierend und etwas heller als bei *T. coerulea* (ev. Tyndall-Blau ?); wie dort ist aber für die volle Wirkung ein dunkler Hintergrund erforderlich. Bei einem frisch gefangenen, gut ernährten Tier hat die Leber eine dunkel olivgrüne Farbe, welche die blaue Farbe der Drüsenzellen gut zur Geltung bringt. Leider konnte ich trotz mancher Bemühungen nicht herausfinden, welche Algen von *E. costai* gefressen werden, sodass die im Aquarium gehaltenen Tiere immer fasten mussten. Der grüne Inhalt der Leber verschwand rasch; nach wenigen Tagen waren die Leberverzweigungen im Kolben so hell geworden, dass die Drüsenzellen kaum mehr blau aussahen. Die Farbe erschien aber sofort wieder, wenn man das betreffende Hautstück von einem Kolben freipräparierte und auf einen dunklen Hintergrund brachte (am besten einen Tuschetropfen, der in einem Hohlschliffobjektträger mit Deckglas eingeschlossen ist), ja sie war hier sogar noch intensiver als am lebenden Tier.

Leider hält sich *E. costai*, die bei weitem nicht so häufig ist wie *Trinchesia coerulea*, schlecht im Aquarium; sie hat, wie viele Saccoglossen, die üble Gewohnheit, an der Gefässwand empor aus dem Wasser zu kriechen, sodass gelegentlich Exemplare über Nacht vertrocknen, sie werfen nicht selten alle grösseren Kolben ab, und sie waren nicht zum Fressen zu bringen. So konnten keine Fütterungs- oder Regenerationsversuche durchgeführt werden. Beobachtungen an einem Exemplar, das alle Kolben der mittleren Längsreihen abgeworfen hatte und nachher noch längere Zeit im Aquarium gehalten werden konnte, liessen vermuten, dass bei diesen Tieren nicht wie bei den Aeolidiern an der Stelle verlorener Kolben neue gebildet werden, sondern dass neue Anlagen immer ventralwärts von den schon bestehenden jüngsten auftreten und durch das Wachstum dieser neuen Anlagen die älteren Kolben allmählich gegen die Mediane an die Stelle der abgeworfenen Anhänge rücken.

Unter den kolbentragenden Saccoglossen ist *E. costai* die einzige mir bekannte Art, deren Kolben Blaufärbung aufweisen — einen Farbeffekt also, der von Haut und Leber gemeinsam erzeugt wird. Ihre Kolben sind, verglichen mit denen anderer Saccoglossen (*Placida*, *Hermaea*, *Hermaeopsis*, *E. trinchesi* und *viridis*) als hoch differenziert zu bezeichnen, sowohl in Bezug auf die innere Struktur als auf ihre Färbung. Es sind meines Wissens die einzigen Sacco-

glossen-Kolben, bei denen eine eindeutige Dorsoventralsymmetrie der Färbung vorkommt. Gegenüber dem Blau von *T. coerulea* stellt aber die Blaufärbung von *E. costai* dennoch eine einfachere Stufe dar, denn der dunkle Hintergrund wird hier nicht von speziell unter den Blauvakuolen bzw. Drüsenzellen liegenden Zellen gebildet, sondern vom im ganzen Kolben gleichmässig verteilten dunklen Leberinhalt. Demgemäss verschwindet auch die Blaufärbung, sobald die Nahrung ausbleibt. Bleiche Exemplare, die seit einigen Tagen nichts gefressen haben, sind in der Natur hie und da zu finden; es ist also nicht so, dass unter natürlichen Umständen die Leber ohnehin immer dunkel und folglich die Drüsenzellen blau wären.

4. Glossodoris (Abb. 49)

Die Doridier gehören zwar nicht zu den kolbentragenden Nudibranchiern, manche unter ihnen besitzen aber nichtsdestoweniger eine auffällige Zeichnung und Färbung. Die Ontogenese des Musters einzelner Glossodoris-Arten wird gegenwärtig von anderer Seite untersucht (Haefelfinger 1959) und steht hier nicht zur Diskussion. Uns interessiert bloss der Aufbau der Musterelemente zweier blau-gelb gefärbter Arten. *Glossodoris gracilis* hat bei einer Länge von 1,5 bis etwa 6 cm eine grünlichblaue, die meist kleinere *G. tricolor* eine tief marinblaue Grundfarbe. Bei beiden ist das Notum von einem gelben Rand eingerahmt; im übrigen besteht die Zeichnung auf Rücken, Kopf und Seiten bei *G. gracilis* aus vielen dünnen gelben Längslinien und einzelnen irisierenden weissen und hellblauen länglich-ovalen Flecken, bei *G. tricolor* ist es ein einziger dicker weisser Streifen, der in der Mediane längs des Rückens verläuft.

Die blaue Grundfarbe beider Arten ist keine Strukturfarbe, sondern ein Pigment, das im Unterhautgewebe liegt. Es ist wasserlöslich: bei der Sektion einer *Glossodoris* entstehen blauschwarze Wolken. Beim fixierten Präparat finden sich im Bindegewebe unter der Epidermis kleine schwarze Körnchen. Bei rascher Präparation sind auch im Hautgewebe blaue Körper verschiedener Form und Grösse zu sehen; wegen der grossen Löslichkeit des Pigments im Wasser lässt sich aber über die Form, in der es vorliegt, nichts Endgültiges sagen.

Die gelben Streifen sind nach dem gleichen Prinzip aufgebaut wie die gelben Ringe bei *T. coerulea*, bloss sind sie eine Stufe heller.

Im durchfallenden Licht schmutzigbraune, im auffallenden Licht weisse Körner sind überlagert von diffus gelöstem fettlöslichem gelbem Pigment. In den stark irisierenden hellblauen und weissen Stellen erkennt man Körner, die ähnlich denen von *Trinchesia*

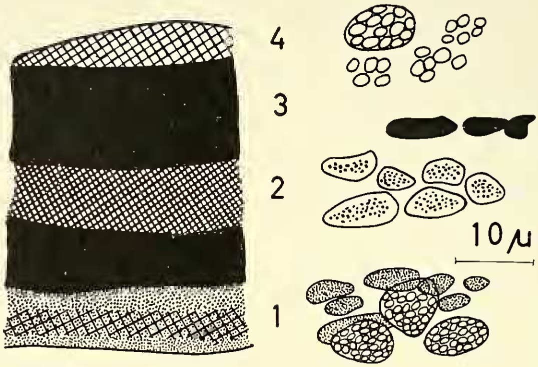


Abb. 49.

Glossodoris gracilis.

Randzone des Notums. Links sind die einzelnen Streifen dargestellt, wie sie mit schwacher Vergrösserung gesehen werden, rechts die Farbelemente, aus welchen sich die Streifen zusammensetzen.

1 Gelber Rand: Weisskörner, gelbe Tropfen.
2 Hellblauer Fleck: im durchfallenden Licht rötliche, fein granulierte Elemente.
3 Blauer Grund: wasserlösliches Pigment.
4 Weiss-irisierender Fleck: Weisskörner mit grossen Teilchen.

foliata aus relativ grossen Plättchen (DM etwa 2μ) zusammengesetzt sind. Oft sind die Plättchen nicht zu Körnern zusammengefügt, sondern sie liegen einzeln in der Haut nebeneinander. Die blauen Punkte sind im durchfallenden Licht gelb oder rötlich und sind ähnlich strukturiert wie die Blauelemente bei *T. foliata*. Die Blauwirkung wird verstärkt durch die blaugrüne bzw. violettblaue, stellenweise fast schwarze Färbung des Unterhautgewebes. Nicht nur dieses, sondern auch das „Peritoneum", d.h. die Haut, welche die innern Organe überzieht, enthält (auf den Schnitten) kleine schwarze Körnchen.

Auch bei diesen doch stark von den Aeolidiern verschiedenen Nudibranchier-Arten sind also dieselben Färbungsprinzipien zu finden: Kombination von Körnerpigment und diffus gelöstem Pigment zu einer Zeichnung — wobei die eigentliche Zeichnung vom Körnerpigment gebildet und der Farbanteil hauptsächlich

vom diffus gelösten Pigment geliefert wird — ferner irisierende Blauwirkung, die durch die besondere Struktur von „Interferenzkörnern" und eines darunterliegenden dunkel gefärbten Gewebes — hier der Unterhaut und des Peritoneums — zustandekommt. Das wasserlösliche blaue Pigment dagegen, das die Grundfarbe bildet, ist einzigartig bei diesen Formen und kommt meines Wissens bei Aeolidiern nicht vor.

ABSCHLIESSENDE BEMERKUNGEN

In unserer Einleitung ist eine Reihe von Fragen skizziert worden, die sich bei der morphologischen Untersuchung der äussern Erscheinung der Nudibranchier stellen würden. Einem dieser Probleme wollen wir hier noch besonders nachgehen: den Beziehungen, die zwischen den physiologischen Funktionen der Kolben und ihrer Rolle als Träger des Farbmusters bestehen (vgl. Zusammenfassung S. 574).

Unsere Analyse hat gezeigt, dass an der Ausbildung des Farbmusters zweierlei Faktorengruppen beteiligt sind. Zu einer ersten Gruppe gehören äussere Umstände und physiologische Vorgänge, welche die allgemeinen Voraussetzungen bilden, unter denen ein Muster zu entstehen hat. Sie sind jeweils für mehrere Vertreter einer Tiergruppe gleich. Viele der an der Färbung der Nudibranchier beobachteten Erscheinungen lassen sich auf Faktoren dieser ersten Gruppe zurückführen, vor allem allgemeine Merkmale wie etwa das Vorhandensein bzw. Fehlen einer Farbkomponente auf die Verfügbarkeit und Beschaffenheit der Nahrung. Die Anordnung dieser Farbstoffe zu einem Muster ist aber weder durch die äussern Bedingungen noch durch den Ablauf der Stoffwechselprozesse im einzelnen bestimmt, sondern für die Entstehung dieser artspezifischen Merkmale muss eine zweite Gruppe von Faktoren verantwortlich sein. Die Natur dieser Faktoren ist — im Gegensatz zu den erstgenanten, welche der experimentellen Erforschung zugänglich sind — noch unbekannt.

Diese zwei Aspekte sollen an Hand einiger Beispiele deutlich gemacht werden:

1. Alle Tiere, die *Eudendrium* fressen, nehmen mit dieser Nahrung rote Farbstoffe auf, die sie in der Leber verdauen müssen.

Ob die Verarbeitung zu einer einheitlich orangeroten, zu einer gelbbraunen oder rotbraunen Leber führt, ob der Farbstoff im Kolbenteil der Leber gleichmässig verteilt oder an der Spitze und Basis besonders konzentriert ist, spielt für den Verdauungsvorgang selbst offenbar keine Rolle, denn alle diese Möglichkeiten sind ja nebeneinander bei einer oder mehreren Arten verwirklicht.

2. Säurelösliche „Körnerpigmente" wurden bei vielen Aeolidiern, ja auch bei einigen Doridiern gefunden. Die mikroskopische Analyse zeigte, dass zwischen Weiss, Gelb, Blau erzeugenden, irisierenden und nicht glänzenden Körnern nur geringfügige Strukturunterschiede bestehen. Es ist möglich, dass alle diese Substanzen derselben Stoffklasse angehören, dass die Bildung solcher Körner bei den verschiedenen Formen einen analogen physiologischen Vorgang darstellt. Die Einzelheiten der Struktur und Verteilung der Körner — die eben Farbe und Muster ausmachen — sind jedoch wiederum von Art zu Art verschieden und durch die allgemeinen Stoffwechselbedingungen nicht bestimmt.

3. Die Blaufärbung von *Trinchesia coerulea* wurde schon mehrmals als kombinierter Effekt von Hautvakuolen und gewissen Leberzellen hervorgehoben. Vakuolen- oder Körnerzellen kommen nicht nur bei *T. coerulea* vor, sondern es sind Elemente des Leberepithels, die in vielen Fällen neben den Verdauungszellen auftreten, z. B. auch bei der nahe verwandten *T. foliata*. Bei *T. foliata* sind die Vakuolenzellen gleichmässig im Kolben verteilt, bei *T. coerulea* sind dieselben Zellen in auffälliger Weise an der Blaustelle — und zwar hauptsächlich auf der Dorsalseite des Kolbens — gehäuft. Ihre physiologische Funktion wird meist in einer Exkretionstätigkeit gesehen. Welches auch ihre Rolle im Stoffwechsel sein mag, so steht jedenfalls fest, dass die Konzentration auf die Blaustelle bei *T. coerulea* nicht einem physiologischen Zweck dient, sondern den Sinn hat, die intensive Blaufärbung zu ermöglichen und konstant zu halten.

Diese Beispiele zeigen, dass für die Bildung des Musters nicht allein physiologische Notwendigkeiten — wie die Verarbeitung eines mit der Nahrung aufgenommenen Farbstoffs — massgebend sind, sondern dass zusätzliche Organisatoren vorhanden sein müssen, welche die Entstehung eines artspezifischen Musters bestimmen.

Die Existenz solcher Organisatoren wird zwar kaum ernstlich bestritten. Sobald es aber darum geht, eine Färbung nicht bloss zu beschreiben, sondern ihre Bedeutung zu diskutieren, so werden allein jene Faktoren in Betracht gezogen, die wir eingangs als „äussere Umstände und physiologische Vorgänge“ umschrieben. Mit einer andern Seite des Problems befasst sich die Verhaltensforschung: jetzt ist es nicht die Entstehungsweise eines Farbmusters, die den Forscher interessiert, sondern seine Wirkung auf die Umwelt. Sowohl die Physiologie und Biochemie wie auch die Verhaltensforschung suchen in den speziellen Lebensformen der einzelnen Tierarten nach allgemeinen Gesetzen. Artunterschiede können bei dieser Betrachtungsweise erst in zweiter Linie berücksichtigt werden („In a wider sense, the animal biochemistry is c o m p l i c a t e d by species differences“ [1]). Gerade diese Eigenheiten jeder Art stellen aber für die morphologische Forschungsrichtung d a s Problem dar.

Im Falle der Nudibranchier wurde eine Erklärung für die Bildung eines hochdifferenzierten Musters entweder in der Theorie der Schutz- und Warnfärbung gesucht, oder indem man die charakteristische Färbung der Schnecken auf die Farbstoffe zurückführte, die sie mit der Nahrung aufnehmen (vgl. Einleitung, S. 464). Der eine wie der andere Erklärungsversuch schliesst Richtiges in sich, trifft aber nur allgemeine Eigenschaften der Färbung, etwa dass sie optisch wirkt — tarnend oder auffällig — oder dass sie oft weitgehend mit der Farbe des Futters übereinstimmt. Über die Einzelheiten eines Musters, die das charakteristische Aussehen jeder Art erst ausmachen, ist damit jedoch gar nichts gesagt.

Vergleichende Untersuchungen an mehreren Nudibranchiern haben gezeigt, dass die Färbung etwa einer *Trinchesia coerulea* — der von uns am ausführlichsten bearbeiteten Art — ein organisiertes Ganzes darstellt. Sie ist wohl abhängig von äussern Umständen und lässt sich durch Veränderung der Lebensbedingungen beinflussen, wird aber selbst unter erschwerten Voraussetzungen immer wieder in ihrer typischen Form erzeugt. Die wichtigsten Punkte, die einen Aufbau nach eigenen Gesetzmässigkeiten verraten, seien nochmals stichwortartig zusammengefasst:

---

[1] Morton R. A. und Rosen G. D. 1949, in der Einleitung zu einer Arbeit über: Carotenoids, Vitamin A and 7-Dehydrosteroid in the Frog (*Rana temporaria*). Biochem. J. 45: 612.

Dorsoventralsymmetrie der Kolben, Feldwirkung, Strukturfarben Gelb/Weiss, Blaufärbung als kombinierter Haut-Leber-Effekt, scharfe Grenzen der beiden Kontrastfarben Gelb/Blau.

Die Gesamtheit der soeben aufgezählten Merkmale wird von PORTMANN als der *morphologische Eigenwert* des Musters bezeichnet [1]. Dieser Begriff bildet den Ausgangspunkt seiner Forschungen über die allgemeine Bedeutung der Musterbildungen, über die Interpretation der Organismen und ihrer Lebensäusserungen überhaupt — also über Fragen, die das Gebiet der Philosophie streifen. Wir wollen dieses nicht betreten, geht es uns doch in dieser Betrachtung einfach darum, die beiden eingangs erwähnten Aspekte, unter denen ein Muster betrachtet werden kann, den physiologischen und den morphologischen, einander gegenüberzustellen.

Da bei der Erforschung der tierischen Färbung heute Fragen physiologischer, biochemischer und genetischer Richtung so ausgesprochen im Vordergrund stehen, lag uns daran, in dieser morphologischen Studie vor allem jene Erscheinungen hervorzuheben, für welche die heutigen Einsichten in Stoffwechselvorgänge keine Erklärung zu geben vermögen. Für eine Darstellung der morphologischen Selbständigkeit eines Musters bilden die Nudibranchier mit ihrer aussergewöhnlich reichen — und durch die Leber zugleich so eng mit der Nahrungsaufnahme und Verdauung verbundenen — Färbung besonders eindrückliche Beispiele.

ZUSAMMENFASSUNG

Das Stichwort für die vorliegenden Untersuchungen war *Färbung der Aeolidier*. Die Rückenanhänge als die wichtigsten Träger werden allgemein histologisch beschrieben und soweit als möglich in ihren physiologischen Funktionen untersucht. Im besondern wird dann gezeigt, was für Farbstoffe und Strukturen die Gesamtfärbung erzeugen, in welcher Reihenfolge sie auftreten, und in welcher Beziehung sie zu den physiologischen Funktionen der Kolben, vor allem zur Ernährungsfunktion stehen. Eine Art, *Trinchesia coerulea*, wird ausführlich behandelt; zum Vergleich mit

[1] z. B. PORTMANN A. 1960.

dieser Art werden einige andere Vertreter der Nudibranchier und Saccoglossen angeführt. Die Ergebnisse der Untersuchungen an *Trinchesia coerulea* wurden auf S. 526 u. 558 schon zusammengefasst und werden hier nicht nochmals wiederholt. Hier seien einige Punkte von allgemeiner Bedeutung, die sich aus dem Vergleich mit andern Arten ergeben, zusammengestellt.

1. Ein allgemeines Markmal der Aeolidier und vieler Saccoglossen ist die symmetrische Anordnung der Kolben auf dem Rücken; in den Einzelheiten stellt aber gerade die Verteilung der Kolben in Reihen und Gruppen ein typisches Gattungs- und Art-Merkmal dar. Die äussere Symmetrie steht im Gegensatz zur Asymmetrie des Baus und der Lage der innern Organe.

2. Es besteht eine Beziehung zwischen der Färbung des Rückens und der Verteilung der Kolben: bei Doridiern, die keine Anhänge aufweisen, trägt das Notum die Zeichnung, bei Formen, deren Rücken ganz mit Kolben bedeckt ist, bleibt dieser ungefärbt; zwischen diesen Extremen steht z. B. *Trinchesia foliata*, bei der die vordere Körperregion frei von Kolben und gemustert, der kolbentragende hintere Körperteil dagegen nicht pigmentiert ist.

3. Die Färbung der Kolben selber ist so angelegt, dass alle zusammen eine einheitliche Gesamtwirkung erzeugen. Es kommt zwar in keinem Fall eine Totalzeichnung im Sinne SÜFFERTS zustande; die runden, leicht beweglichen Anhänge könnten sich auch kaum zu einer glatten zusammenhängenden Fläche zusammenschliessen wie etwa die Flügel eines Schmetterlings oder die einzelnen Federn eines Vogelflügels. Ansätze zur Bildung einer übergeordneten Musterorganisation sind aber deutlich festzustellen:

1) Soweit die Färbung durch Hautstrukturen hervorgerufen wird, weist fast immer die sichtbare Ober- bzw. Aussenseite des Kolbens mehr Pigment, die vollständigere Zeichnung auf als die unsichtbare Unter- bzw. Innenseite; die Kolben sind also in Bezug auf die Färbung in vielen Fällen bilateralsymmetrisch gebaut. Gelegentlich ist auch die Leber in eine Dorsal- und Ventralseite differenziert.

2) Viele Zeichnungselemente haben schon bei den kleinen seitlichen Kolben beinahe dieselben Dimensionen wie die langen medianen. Auch die Nesselsäcke werden von Anfang an fast so gross

angelegt wie sie bei den medianen Kolben sind, und zwar unabhängig davon, ob sie durchsichtig sind oder weiss-opak.

4. An der Färbung des Kolbens sind die Epidermis und die Leber beteiligt. Die Epidermis ist zwar ein einschichtiges Epithel, gliedert sich aber in eine äussere und eine innere Zone, die oft verschiedene Farbstoffe enthalten. Somit kann das Muster aus drei Schichten zusammengesetzt sein, die in ihrer Färbung aufeinander abgestimmt sind:

1) Nebeneinander auftretende Pigmente erzeugen Kontrastwirkungen; vor allem Gelb/Blau, Weiss/Blau, auch Rot/Blau. Die Grenzen sind bei Pigmenten, die sich in der gleichen Hautschicht befinden, oft auffallend scharf.

2) Übereinanderliegende Farbelemente ergänzen oder verstärken sich. „Körnerpigmente" — im basalen Teil der Epidermiszellen — bilden eine scharf umrissene Zeichnung, darüber liegen — im distalen Zellteil — diffus verteilte Pigmente, welche die Farbe intensivieren. Strukturblau ist immer eine kombinierte Wirkung, bestehend aus einem Haut- und einem Leber- bzw. Unterhaut-Anteil.

3) Dort wo innere Organe auffällig gefärbt sind — z. B. die Leber in den Kolben, bei andern hier nicht berücksichtigten Arten auch das Gehirn *(Facelinopsis marioni, Ercolania trinchesi)* — ist die Haut transparent; an stark pigmentierten Hautstellen sind die darunterliegenden innern Organe indifferent gefärbt.

5. Pigmente und Farbstrukturen der Haut:

1) Bei einer grossen Zahl der untersuchten Formen — *Aeolidier* und *Glossodoris* — wurden Farbelemente gefunden, die in Form von Körnern vorliegen, und sich bei den *Aeolidiern* im basalen Teil der Epidermiszellen, bei *Glossodoris* unmittelbar unter der Epidermis befinden. Sie sind säurelöslich, nicht aber fett- oder wasserlöslich. Sie sind aus kleinen flachen Plättchen zusammengesetzt, die Interferenzerscheinungen erzeugen können. Je nach der Grösse der Teilchen und ihrer Anordnung entstehen verschiedene Farbeffekte: Opakes, nicht glänzendes Weiss (= Streuung, nicht Interferenz), irisierendes Weiss, das sich bei starker Vergrösserung in einzelne Farbpunkte auflöst, Hellgelb (matt oder mit Metallglanz), Blau. Leider war es nicht

möglich, alle Farbeffekte physikalisch zu begründen; es muss aber betont werden, dass diese Farben — und das Weiss ja auf jeden Fall — zu den Strukturfarben zu rechnen sind, da die Teilchen, welche die Körner zusammensetzen, selbst nicht gefärbt sind.

2) Als eigentliche Pigmente sind teils fettlösliche, teils schwer lösliche Farbstoffe zu nennen, die in ihrer Verteilung weniger scharf abgegrenzt sind, und die bald mit „Körnerfarben" kombiniert auftreten, bald der ganzen Haut eine halbtransparente Färbung geben.

3) Die andersartigen Färbungselemente der Saccoglossen wurden bloss am Beispiel von *Ercolania costai* erwähnt: gefärbte Drüsenzellen spielen bei dieser Gruppe eine grosse Rolle als Farbstoffträger.

4) Besondere Aufmerksamkeit verdienen die verschiedenen Möglichkeiten der Blauerzeugung:

Blaues Pigment kommt bei beiden *Glossodoris*-Arten, *G. gracilis* und *G. tricolor* vor. Es ist wasserlöslich. In allen andern hier beschriebenen Fällen ist die Blaufärbung ein Struktureffekt. Die Wirkung wird auf verschiedenen Wegen erreicht: Interferenzkörner, Vakuolen oder Drüsenzellen. Bedingung für eine intensiv blaue Farbe ist ein dunkler Hintergrund (Leber bei Aeolidiern und Saccoglossen, Bindegewebe bei *Glossodoris*).

6. Als Leberfarben sind gelbe, rote und bräunliche Töne bei den Aeolidiern am häufigsten, grüne und rote (Rotalgen!) bei Saccoglossen. Die Farbe der Leber steht naturgemäss in einem mehr oder weniger engen Zusammenhang mit ihrer Stoffwechselfunktion. Die unmittelbarste Abhängigkeit von der Nahrung und zugleich die grösste Übereinstimmung im Farbton mit der Futteralge ist bei Saccoglossen zu finden. Auch die Aeolidier beziehen das „Rohmaterial" für ihre Leberfarbstoffe aus der Nahrung und werden nach einiger Zeit bleich, wenn sie kein Futter mehr erhalten. In keinem der untersuchten Fälle ist es aber so, dass die Pigmentkörper der Futterhydroiden unverändert in den Leberzellen gespeichert würden [1]. Vielmehr erzeugt jede Art aus demselben

[1] Etwas anderes sind die symbiontischen Algen (Zooxanthellen): Diese werden mit der Coelenteraten-Nahrung aufgenommen und unverdaut in den Leberzellen gespeichert: *Spurilla*, *Aeolidina*, *Limenandra* u. a.

Eudendrium- oder Sertularien-Futter ihre eigene, innerhalb gewisser Grenzen schwankende Leberfarbe. Diese Farbstoffe befinden sich in Vakuolen, die im lebenden Zustand den dunklen Vakuolen von *Trinchesia* ähnlich sehen, deren Inhalt aber im Gegenzatz zu den „Körnern“ der *Trinchesia*-Schnitte bei der Fixierung vollständig herausgelöst wird.

7. In der abschliessenden Diskussion wird darauf hingewiesen, dass sich zwar viele der an der Nudibranchier-Färbung beobachteten Erscheinungen aus dem Ablauf von Stoffwechselvorgängen oder mit den Begriffen „Schutz-“ und „Warnfärbung“ erklären lassen, dass aber bei solchen Interpretationen die charakteristischen Merkmale jeder einzelnen Art unberücksichtigt bleiben müssen. Die Bedeutung dieses Anteils der Musterbildungen, ihren morphologischen Eigenwert hervorzuheben, war der Sinn dieser Arbeit.

Trinchesia coerulea Montagu.

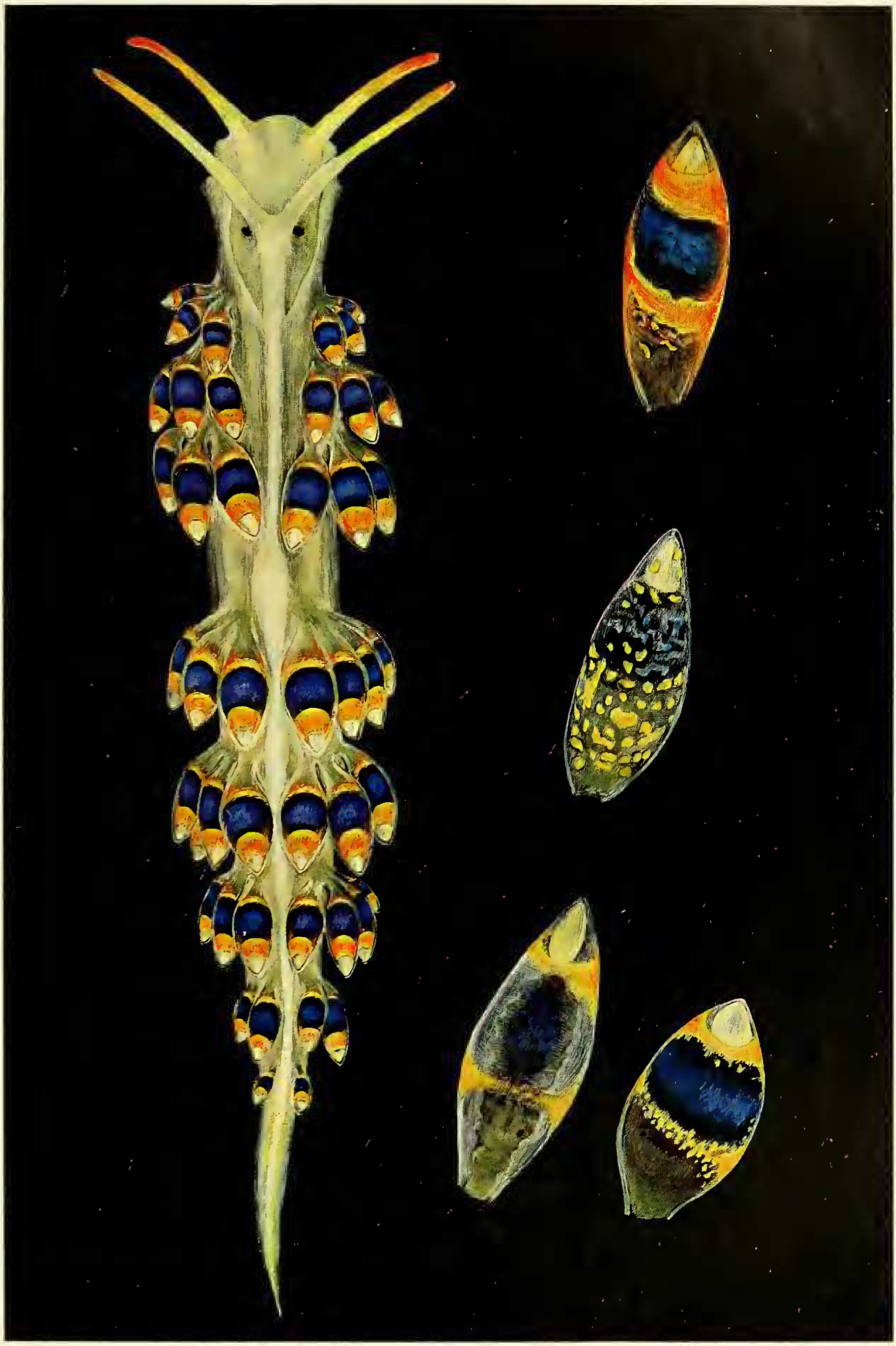
Links:

Ganzes Tier, normale Färbung eines Posidonien-Exemplars (vgl. p. 488).

Rechts:

Verschiedene Farbvarianten, dargestellt an einzelnen Kolben (vgl. p. 529). Oben: intensiv orangerote Form. - Mitte: gelb-grüne Form, Orangepigment fehlt. - Unten: Normalfärbung, links Kolben nach längerer Fastenperiode; rechts unmittelbar nach Futteraufnahme; (vgl. p. 542 und Abb. 37).

Aquarell von Esther Sandmeier, Basel.



LISTE DER ABKÜRZUNGEN ZU DEN ABBILDUNGEN

BV	Blauvakuolen
Bg	Bindegewebe
BgK	Kerne freier Bindegewebezellen
BgM	Bindegewebe und Muskulatur
C	Cuticula
D	Dunkle Körner bzw. Vakuolen in der Leber
Dr	Drüsenzelle
E	Epidermis
EZ	Embryonale Zellen
G	Gelbkörner
HE	Helle Elemente in der Leber
IZ	Interstitielle Zellen, Orangepigment enthaltend
K	Zellkerne
L	Leber
LM	Längsmuskulatur
M	Muskelschicht
M-H	Muskelschicht der Haut
M-NS	Muskelschicht des Nesselsacks
NS	Nesselsack
NSZ	Nesselsackzellen (= Cnidoblasten und Cnidocysten)
O	Orangepigment
RM	Ringmuskulatur
SpD	Speicheldrüse
SpNS	röhrenartige Spitze des Nesselsacks
V	Epidermisvakuolen, z. T. mit Mittellinie
Vd	Verdauungszellen (leicht punktiert) ev. mit stärker färbbaren Kugeln
Vk	Vakuolenzellen mit dunklen bzw. gelbbraunen Körnern (diese in der Abb. schwarz)
W	Wimpern
WV	Vakuolen, welche Weisskörner enthielten

LITERATUR

ABELOOS, M. & R. 1932. *Sur les pigments hépatiques de Doris tuberculata (Cuv.) et leurs relations avec les pigments de l'éponge Halichondria panicea (Pall.).* C. R. Soc. Biol. Paris 109: 1238-1240.

COCKERELL, T. D. A. 1901. *Pigments of Nudibranchiate Mollusca.* Nature 65: 79-80.

CROSSLAND, C. 1911. *Warning Coloration in a Nudibranch Mollusc and in a Chamaeleon.* Proc. zool. Soc. London.

CROZIER, W. J. 1916. *On the immunity coloration of some Nudibranchs.* Proc. Nat. Acad. Sci. Washington 2: 672-675.

CUÉNOT, L. 1906. *Les Eolidiens empruntent leurs nématocystes aux Coelentérés dont ils se nourrissent.* C. R. Soc. Biol. Paris 58: 541-543.

— 1907. *L'origine des nématocystes des Eolidiens.* Arch. zool. exp. gén. 6: 73-102.

— 1927. *Recherches sur la valeur protective de l'homochromie chez quelques animaux aquatiques.* Ann. Sci. Nat. Zool. 10: 123-148.

DAVENPORT, C. B. 1893. *On the development of the cerata in Aeolis.* Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll. 24: 141-148.

EVANS, T. J. 1953. *The alimentary and vascular systems of Alderia modesta (Lovén) in relation to its ecology.* Proc. malac. Soc. London 29: 249-258.

FISHER, L. R., S. K. KON and S. Y. THOMPSON. 1956. *Vitamin A and Carotenoids in certain invertebrates: IV Mollusca.* Jour. Mar. Biol. Ass. U.K. 35: 41-61.

FORREST, J. E. 1953. *On the feeding habits and the morphology and mode of functioning of the alimentary canal in some littoral Dorid Nudibranchiate Mollusca.* Proc. Linn. Soc. London 164: 225-235.

FOX, D. L. 1953. *Animal biochromes and structural colours.* Cambridge, University Press.

FRETTER, V. 1939. *The structure and function of the alimentary canal of some Tectibranch Molluscs, with a note on excretion.* Proc. Roy. Soc. Edinburgh 59: 599-646.

— 1941. *On the structure of the gut of the Ascoglossan Nudibranchs.* Proc. zool. Soc. London 110: 185-198.

GLASER, O. C. 1903. *The nematocysts of Nudibranch Molluscs.* John Hopkins Univ. Circ. 22: 22.

— 1910. *The nematocysts of Eolids.* J. exp. Zool. 9: 117-142.

GRAHAM, A. 1938. *The structure and function of the alimentary canal of Aeolid Molluscs, with a discussion on their nematocysts.* Proc. Roy. Soc. Edinburgh 59: 267-307.